ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 89

2

ФЕВРАЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 581.3 : 633.15

© Л. И. Абрамова, Н. А. Авалкина, Е. А. Голубева, З. С. Пыженкова, И. Н. Голубовская

ПРИРОДА ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ НАРУШЕНИЙ У МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ *pam1 ZEA MAYS* (*POACEAE*)

L. I. ABRAMOVA, N. A. AVALKINA, E. A. GOLUBEVA, Z. S. PYZHENKOVA, I. N. GOLUBOVSKAYA. THE NATURE OF EMBRYOLOGICAL ABNORMALITIES IN THE *pam1* MUTANT PLANTS OF *ZEA MAYS* (*POACEAE*)

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
190000 С.-Петербург, ул. Б. Морская, 44
Поступила 15.05.2003

Изучены аномалии формирования генеративных органов кукурузы (*Zea mays* L.), вызываемые мутацией *pam1*. На эмбриологическом материале представлен эффект гена, заключающийся в длительной остановке мейоцитов на стадии лептотены-зиготены, которая обозначена как критическая для всего хода мейоза по данным, полученным молекулярно-генетическим методом. Показано, что нарушение мейотического цикла в спорогенных клетках не оказывало влияния на дифференциацию тканей пыльника и семязачатка. Жизненно важное значение для развития мейоцитов мутантных растений *pam1* имело нарушение синтеза и отложения каллозы.
Ключевые слова: *Zea mays*, мутация *pam1*, пыльник, семязачаток, каллоза.

Эмбриологические исследования, проводимые на мейотических мутантах кукурузы из коллекции Отдела генетики Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства (ВНИИР) им. Н. И. Вавилова, дополнили ценной информацией цитологические характеристики некоторых из них. Был изучен эффект генов, вызывающих определенные нарушения в мейотическом цикле, на развивающиеся мужские и женские генеративные органы. Обнаружено, что наиболее четко в формирующихся пыльниках и семязачатках проявлялись нарушение синтеза каллозы от полного ее отсутствия (*am1*) до аномалий в распределении (*mac1*, *am1-pra1*), неправильность в формировании слоев стенки пыльника и увеличение числа археспориальных клеток в семязачатке (*mac1*). При этом выяснилось, что для ряда мутантов (*am1*, *am1-pra1*) изменения, вызванные генами в структуре генеративных органов, не могли быть причиной стерильности спорогенных клеток, гибель которых зависела целиком от действия этих мей-генов на процесс мейоза (Авалкина и др., 2002). Эти мутанты отличались полной мужской и женской стерильностью, т. е. гены одинаково воздействовали на спорогенные клетки как в пыльниках, так и в семязачатках. На этом фоне явно выделялся мутант *mac1* (Sheridan et al., 1996; Sheridan et al., 1999; Абрамова и др., 2002; Воронова и др., 2002). Во-первых, он характеризовался полной мужской стерильностью, но формировал некоторый процент семян; во-вторых, у него были обнаружены существенные изменения эмбриологических структур уже на ранней стадии развития микро- и мегаспороцитов. В пыльнике мутация приводила к тому, что не дифференцировались слои стенки пыльника, а деление археспориальных клеток шло не только в антиклинальном,

но и в периклинальном направлении. Это вело к неправильному распределению мейоцитов в пыльнике и неравномерному отложению у них каллозы. Семязачатки мутантных растений содержали многочисленные материнские клетки мегаспор, а позднее зародышевые мешки на разной стадии развития. Наблюдались аномалии в развитии нуцеллуса (отсутствие нуцеллярного колпачка) и покровных тканей (деградация наружного интегумента).

Пример изучения этого мутанта показал, какую важную роль могут играть в генетических исследованиях данные эмбриологии при выявлении «чистых» мейгенов и генов, мейотический эффект которых обусловлен структурными нарушениями в генеративных органах.

В настоящей работе представлены данные по изучению мутанта кукурузы, вызванного мутацией *pam1* (plural abnormalities of meiosis).

В ходе цитогенетического анализа было установлено, что мутация *pam1* вызывает полную мужскую и частичную женскую стерильность (Голубовская, Машненков, 1977).

Мутант был обнаружен на основании наличия у него многочисленных и разнообразных нарушений мейотического цикла и своеобразия его протекания. Первоначально именно признаки этих нарушений были приняты за проявление мутационного эффекта. Впоследствии выяснилось, что некоторые из отмеченных аномалий, таких как, например, частое отсутствие цитокинеза (появление синцитиев и крупных пыльцевых зерен неправильной формы), оказались характерными для семьи, из которой были выделены, и к данной мутации отношения не имели. Отличительной чертой мутанта *pam1*, которая позволила легко отбирать его из среды нормальных растений, было наличие в одном и том же пыльнике в определенной фазе его развития спорогенных клеток, начиная от стадии средней профазы до стадии тетрад и распавшихся тетрад. Этот признак упрощал работу по обнаружению мутантных растений в посеве. Некоторые эмбриологические нарушения у мутанта *pam1*, такие как нарушение синхронности развития спорогенных клеток и тканей семязачатка и пыльника, были описаны ранее (Воронова, 1998; Авалкина и др., 2002; Воронова и др., 2002).

Для выяснения того, зависит ли стерильность мутанта *pam1* от аномалии формирования генеративных органов, было проведено эмбриологическое исследование пыльников и семязачатков мутанта, начиная с тех стадий развития, на которых проявлялись эти аномалии.

Материал и методика

Мутант *pam1* выделен из линии кукурузы А-344 методом индуцирования N-нитрозо-N-мочевиной (Голубовская, Машненков, 1977). Исследуемый материал собран с растений, выращенных в 2000—2001 гг. на опытном поле ВНИИР в г. Пушкине. Отбор мутантов проводился по методике, описанной ранее (Абрамова и др., 2002). Метелки и початки фиксировали по мере их развития в фиксаторе FAA (40 % формальдегид, ледяная уксусная кислота, 50 % спирт в соотношении 5:5:90). Пыльники и завязи заключали в смолу с обезвоживанием, как для электронной микроскопии. Поперечные срезы пыльников и продольные семязачатков выполнены на ультрамикротоме и окрашены водным раствором толуидинового синего, окрашивающего ядра, ядрышки, фигуры деления и клеточные стенки — в фиолетово-синий цвет, а каллозу — в темно-синий.

Фиксированный материал использовали для получения выделенных из семязачатков спорогенных клеток, мегаспор и зародышевых мешков с окраской по Фель-

гену. Соответствие стадий развития как пыльников, так и семязачатков у обоих типов растений (мутантных и нормальных) устанавливали по фазе мейоза в спорогенных клетках. Каллозу выявляли, обрабатывая мейоциты водным раствором анилинового синего, используя его свойства флуорохрома (УФ — свет). Предварительно определяли стадии мейоза этих мейоцитов ацетокармином, который затем отмывали дистиллированной водой.

Фотографии выполнены на микроскопе Jenaval микрофотонасадкой МФН-12 на пленку микрат.

Результаты и обсуждение

Для выяснения природы эмбриологических нарушений, обнаруживаемых в генеративных органах мутантных растений, необходимо было проанализировать их развитие, проведя параллель с ходом онтогенеза репродуктивных органов нормальных растений.

У мутантных растений *pam1* (табл. I, *2*), так же как и у нормальных растений, в пыльниках к началу мейоза формировались все 4 слоя стенки пыльника (эпидермис, эндотеций, средний слой и тапетум). В пыльнике наблюдали как нормальное, правильное положение мейоцитов, так и наличие мейоцитов в центре гнезда пыльника. Мейоциты задерживались в первой стадии профазы — лептотене, которую мы обозначили как «период покоя» на длительное время. Это никак не влияло на развитие структур пыльника. Клетки тапетума делились и становились двуядерными, клетки эндотеция вакуолизировались, клетки среднего слоя уплощались. Сформированность слоев стенки пыльника, в котором мейоциты все еще находились на стадии ранней профазы I (табл. I, *3*), соответствовала стадии диад у нормальных растений (табл. I, *4*).

После «периода покоя», вызванного мутацией, часть мейоцитов переходила к следующим стадиям деления. В одном и том же пыльнике одни микроспороциты еще оставались на стадии профазы I, а другие могли дойти до стадии тетрад (табл. I, *1*). На стадии одноядерных пыльцевых зерен в пыльниках наблюдались только пыльцевые зерна.

Другим признаком, характерным для развития микроспороцитов у мутантных растений *pam1*, оказалось своеобразие формирования каллозной оболочки. На материнских клетках пыльцы (МКП), вступивших в мейоз, каллоза нормально откладывалась и была хорошо видна на всех клетках. Однако после выхода из «периода покоя» у части мейоцитов каллозная оболочка начинала растворяться.

У нормальных растений на стадии профазы I каллоза окружала весь мейоцит, образуя утолщение на стенке, обращенной внутрь гнезда пыльника (табл. I, *5*).

У мейоцитов мутантных растений разрушение каллозы происходило в несколько этапов и не у всех клеток. У клеток, терявших каллозу, некоторое время она сохранялась в виде капельных образований на стенках клетки (табл. I, *6*, *7*), затем полностью исчезала. Часть мейоцитов имела сформированную каллозную оболочку вплоть до распадения тетрад, что характерно для нормальных растений. Динамика отложения и разрушения каллозы не была связана с имевшимися у МКП нарушениями мейотического цикла. Мейоциты, лишившись каллозы, как правило, долго оставались на стадии профазы I и дегенерировали. Отмечены случаи формирования пыльцевой оболочки у микроспороцитов, остановившихся на стадии профазы I. Образовавшиеся пыльцевые зерна были стерильными на 100 %, различались своими размерами и зачастую были неправильной формы; последнее связано

с частыми случаями нарушения цитокинеза как в I, так и во II делении мейоза и стадией, на которой мейоциты задерживались в своем развитии.

Дифференциация мегаспороцита, формирование одной мегаспоры и развитие окружающих тканей семязачатка происходили у мутантных растений *pam1* так же, как и у нормальных растений (табл. II, *1*), за исключением того, что мейоцит надолго задерживался в стадии профазы I, а структуры семязачатка продолжали свое развитие. За это время клетки эпидермиса нуцеллуса, делясь периклинально, образовывали нуцеллярный колпачок, формировались внутренний и наружный интегументы, увеличивался объем семязачатка.

Различия в уровне развития семязачатков, мегаспороциты которых находились на одной стадии профазы I, отчетливо прослеживаются при сопоставлении 2 срезов. На одном, где в мейоците только начался процесс мейоза, он лежит под однослойным эпидермисом, развит внутренний и слабо развит наружный интегумент (табл. II, *2*).

На другом срезе клетки эпидермиса нуцеллуса уже образовали нуцеллярный колпачок из 3 рядов клеток, края внутреннего интегумента почти сомкнулись, а мегаспороцит все еще находился в стадии профазы I (табл. II, *3*, *4*). Для нормального растения кукурузы такое развитие семязачатка соответствовало бы стадии 8-ядерного зародышевого мешка (Модилевский и др., 1968). На нашем материале у 4-ядерного зародышевого мешка нормального растения края внутреннего интегумента еще не сомкнуты (табл. II, *5*).

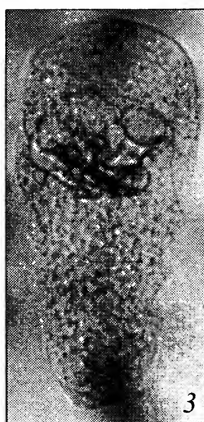
В разных семязачатках мейоциты после остановки в стадии профазы I (лептотены) или деградировали, или проходили все стадии мейоза с многочисленными нарушениями. Лишь изредка халазальная мегаспора формировала зародышевый мешок, при опылении завязывались единичные семена.

У мутантов *pam1* отложение каллозы могло начинаться как на халазальном, так и на микропилярном полюсе мегаспороцита, такие же картины мы видим и у нормы (см. рисунок, *3*, *4*).

Наблюдения за образованием каллозной оболочки у мегаспороцитов мутантных растений обнаружили сходство с вариантами отложения каллозы у микроспороцитов. В некоторых семязачатках у мегаспороцитов после выхода из «периода покоя» каллоза начинала исчезать, оставаясь вначале в виде отдельных мелких скоплений (капель), такая картина была типична для стадии профазы I (см. рисунок, *1*, *2*). Отмечено отсутствие связи между исчезновением каллозы и гибелью мейоцитов. У мейоцитов, которые, выйдя из «периода покоя», дегенерировали, каллозная оболочка могла сохраняться. В то время как у мегаспороцитов, которые так и оставались на стадии профазы I, она могла пропадать (см. рисунок, *1*, *2*). Исчезновение каллозы наблюдалось и на более поздних стадиях деления мейоза. На стадии метафазы и анафазы растворение каллозной оболочки происходило чаще на халазальном и реже на микропилярном конце мейоцита. На стадии диад и тетрад мегаспороциты, терявшие каллозную оболочку, характеризовались особым типом ядер (см. рисунок, *7*, *8*). В отличие от мутанта *pam1* в семязачатках нормальных растений все мегаспороциты, начиная со стадии профазы и до стадии диад (см. рисунок, *3*, *4*, *9*, *10*), окружены каллозной оболочкой, растворение которой происходит на стадии тетрад.

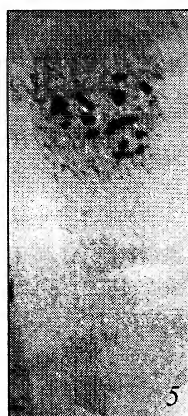
Проведенное исследование позволило выявить ряд нарушений в развитии генеративных органов мутантных растений и выделить то, которое представляло собой эффект действия гена *pam1*. Это дало возможность получить эмбриологические доказательства, подтверждающие результаты изучения мутантов, выполненного на молекулярном уровне, которые показали, что первостепенное цитоло-









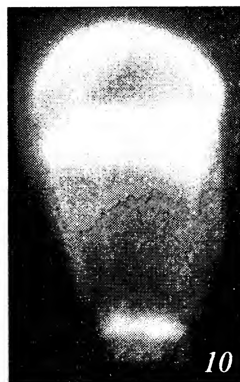












Мегаспороциты нормальных растений *Zea mays* (*3, 4, 9, 10*) и мутантного растения *pam 1* (*1, 2, 5—8*).
1, 2 — профаза, выход из «стадии покоя» (боковые мегаспороциты дегенерируют); *3, 4* — пахитена; *5, 6* — метафаза I; *7—10* — диада (*1, 3, 5, 7, 9* — окрашивание по Фельгену; *2, 4, 6, 8, 10* — в УФ-свете).

гическое проявление этой мутации заключается в длительной остановке мейоцитов на стадии лептотены-зиготены (Голубовская, 2002). Эта стадия была обозначена как критическая для всего хода мейоза как в микро-, так и в мегаспорогенезе. О постоянстве проявления фенотипа у мутантных растений *pam1* говорит сравнение результатов цитогенетических исследований признака асинхронности мейоза, проведенных в 1974—1975 гг. (Голубовская, Машненков, 1977) и повторенных в 2001—2002 гг. (Golubovskaya, 2002).

Полученные данные показали, что выражение гена по этому аллелю не полное, и, возможно, существуют аллели, которые вызвали бы полную остановку развития всех мейоцитов на стадии профазы I.

Как в пыльниках, так и в семязачатках мутантных растений мейоциты останавливались в развитии на стадии ранней профазы на длительное время, а окружающие их ткани продолжали дифференцироваться. В результате этого вышедшие из «периода покоя» мейоциты попадали в среду, не соответствующую их стадии развития. Наиболее губительно это могло сказаться на микроспороцитах, в значительной степени зависящих от нормального функционирования всех слоев пыльника, и послужить одной из причин стерилизации пыльцевых зерен.

Особое внимание привлек обнаруженный в ходе исследования характер нарушений синтеза и отложения каллозы. Это вещество играет важную роль в обеспечении нормального развития спорогенных клеток. Ее функции предполагают защиту клеток от неблагоприятных условий среды, образование селективного барьера между генетически различающимися гаплоидными клетками, изоляцию мейоцитов от влияния процессов, идущих в окружающей соматической ткани (Heslop-Harrison, Mackenzie, 1967; Rodkiewicz, 1967; Waterkeyn, Bienfait, 1970). Как у нормальных растений, так и у мутантных, после того как спорогенные клетки вступали в мейоз и у них начинала откладываться каллоза, происходила их постепенная изоляция от окружающих тканей пыльника и семязачатка.

У нормальных растений, несмотря на этот барьер, сохранялась определенная корреляция во времени между развитием мейоцитов и структур генеративных органов. У мутантных растений *pam1* корреляция во времени нарушалась длительной остановкой спорогенных клеток в ранней профазе I. Относительно нормальное образование каллозной оболочки у мейоцитов мутанта можно было проследить только на стадиях ранней профазы, т. е. до и в «период покоя». После этого каллоза у большей части клеток как в пыльнике, так и в семязачатках начинала растворяться, разрушая селективный барьер между мейоцитами, а также мейоцитами и окружающей их соматической тканью и, возможно, провоцируя аномалии мейоза.

Цитологические нарушения (Голубовская, Машненков, 1977) приводили к гибели спорогенных клеток на разных этапах дифференциации в результате многочисленных отклонений в развитии.

Полученные данные не позволяют пока говорить о том, являются ли нарушения в образовании каллозной оболочки непосредственным проявлением действия мутации *pam1* или это вторичное явление.

Неправильный тип распределения микроспороцитов в гнезде пыльника мутантных растений (табл. I, *3*) можно объяснить тем, что увеличение числа археспориальных клеток в ходе его роста и развития, вероятно, происходил как за счет антиклинальных, так и периклинальных митотических делений. Известно, что число и форма микроспороцитов определяются числом и направлением деления археспориальных клеток (Carniel, 1961).

В норме у кукурузы, как и у всех злаков, клетки археспория делятся в пыльнике антиклинально, что и обеспечивает их непосредственное примыкание к тапеталь-

ному слою. Спорогенные клетки, оказавшиеся в центре гнезда пыльника, впоследствии дегенерируют (Романов, 1970).

Эти клетки были меньшего размера, не клиновидной формы, и их каллозная оболочка не образовывала типичного для кукурузы гребня (Орёл, 1972).

Отмечено, что у кукурузы мейоз в мейоцитах, не прилегающих к тапетуму, может проходить нормально, но мейотические деления начинаются и заканчиваются позже, чем у правильно расположенных микроспороцитов.

Аномалии самого мейотического цикла в виде нарушения цитокинеза в I и II делении, деградации хроматина в ядрах, асинхронности в I и II делениях и другие, прослеживаемые в микроспороцитах, не являются результатом непосредственно экспрессии гена *pam1*. Известно, что цитокинез для развития нормальных растений кукурузы является одним из самых уязвимых и часто нарушаемых процессов, напрямую зависящим от условий окружающей среды.

Отсутствие корреляции в темпе развития тканей семязачатка и генеративной сферы было описано ранее (Воронова, 1998; Воронова и др., 2002). Авторы высказали мнение, что бóльшая часть микроспороцитов не проходит мейоз и их развитие блокируется на стадии профазы I мейоза (Воронова и др., 2002). Мутирующий ген не может действовать только на часть клеток — он вызывает изменения у всех спорогенных клеток растения. Поэтому остановка деления в лептотене-зиготене происходит у всех микро- и мегаспороцитов мутантного растения *pam1*, а затем все они, если не дегенерировали по причине цитологических нарушений, не зависящих от этой мутации, переходят к следующим стадиям деления (Golubovskaya et al., 2002).

Наши исследования показали, что в пыльниках 50 % спорогенных клеток доходило до стадии микроспор, но и они оказывались нежизнеспособными, что выразилось в полной мужской стерильности мутантных растений. Часть семязачатков формировала зародышевые мешки, хотя значительное число мегаспороцитов гибло, не дойдя до этой стадии. Причиной гибели мегаспороцитов, спорад и зародышевых мешков могла быть как асинхронность развития спорогенных клеток и структур семязачатка, так и мейотические нарушения в самих мегаспороцитах после «стадии покоя».

На нашем материале как при исследовании срезов, так и при выделении спорогенных клеток не обнаружены случаи образования париетальной ткани.

Обычно зародышевые мешки формировались из халазальной мегаспоры, но был отмечен факт дифференциации микропилярной мегаспоры, в результате чего образовавшийся зародышевый мешок оказывался расположенным непосредственно под нуцеллярным колпачком.

Цитогенетические исследования, которые в свое время позволили установить связь мей-генов с определенными этапами мейотического цикла, давно стали традиционными как для генетиков, так и для цитологов.

Эмбриологический метод сравнительно недавно был привлечен к решению генетических вопросов. Но уже на ранней стадии развития этого направления получены важные данные, позволяющие по-новому посмотреть на уже известные факты и использовать их для объяснения как генетических проблем, так и изменений, происходивших с генеративными органами в процессе эволюции. В этом отношении особенно благодатным материалом представляется изучение эмбриологами и цитологами генетического материала, содержащего мутантные растения разного типа.

На примере мутантных растений *mac1* удалось показать роль мутационного процесса в переходе от одноклеточного археспория к многоклеточному в семязачатках (Абрамова и др., 2002). Изучение синтеза каллозы у мутантных растений *am1*, *am-pra1* и *mac1* позволило установить существование в семязачатках и

пыльниках непосредственной связи между началом синтеза каллозы и переходом спорогенных клеток к мейотическому делению (Абрамова и др., 2003).

Однако ни у одного из изученных ранее мей-мутантов кукурузы нарушения в мейозе не вызывали исчезновения каллозы у микро- и мегаспороцитов. Кардинальные изменения в строении стенки пыльника и тканей семязачатка также не влияли на формирование каллозной оболочки, как, например, отсутствие тапетума у мутанта *mac1*.

Дисперсность распределения каллозы оказалась не связанной с нарушениями мейотического цикла, так как у мегаспороцитов, содержащих униваленты на стадии метафазы I, наблюдалось интенсивное свечение (см. рисунок, *5*, *6*).

У мутанта *pam1* мы наблюдали факт отложения каллозы у всех спорогенных клеток, вступивших в мейоз, а затем ее раннее исчезновение у части мейоцитов.

Интересно провести сравнение данного мутанта *pam1* с примитивным представителем однодольных *Butomus umbellatus* L., у которых в пыльниках на образование тапетума идут наружные археспориальные клетки. Перед началом мейоза клетки тапетального слоя очень похожи на соседние спорогенные клетки (Савич, 1968). После вступления микроспороцитов в профазу I происходит растворение оболочек клеток тапетума (Савич, 1968; Красников, 1990). К сожалению, авторами не было проведено изучение химической природы этих растворяющихся оболочек. Нельзя выяснить связь этих изменений с каллозной активностью.

Заключение

Исследованы структурные изменения генеративных органов и спорогенных клеток, вызванные действием мутации *pam1*.

Показано, что главным признаком, характеризующим проявление мутации *pam1* в пыльниках и семязачатках как на цитологическом, так и эмбриологическом уровне, является длительная остановка мейоцитов на стадии лептотены—зиготены, после которой часть из них теряет свои функции мейоцитов.

Описаны примеры нарушения синтеза и разрушения каллозной оболочки мейоцитов у мутантных растений *pam1*.

Картины дисперсности распределения каллозы на мейоцитах, обнаруженные у мутанта *pam1*, не наблюдались ни в норме, ни у ранее изученных мутантов *mac1* и *afd1*.

Подтверждена независимость протекания процессов в спорогенной ткани и генезиса структур генеративных органов кукурузы на основании обнаруженной асинхронности развития мейоцитов и тканей пыльника и семязачатка у мутантных растений *pam1* после начала мейоза.

Получено доказательство роли каллозы, которую она играет в изоляции клеток пыльника и семязачатка, устанавливающейся после начала мейоза, на основании обнаруженной автономности развития мейоцитов и окружающей соматической ткани генеративных органов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Пыженкова З. С., Голубовская И. Н. Эмбриологическое проявление мутации *mac1* у *Zea mays* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 28—35.

Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Пыженкова З. С., Голубовская И. Н. Синтез и отложение каллозы в пыльниках и семяпочках у мейотических мутантов кукурузы (*Zea mays* L.) // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 1—7.

Авалкина Н. А., Абрамова Л. И., Голубева Е. А., Голубовская И. Н. Влияние некоторых мутаций кукурузы на структуру генеративных органов // Тез. докл. на II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 118—119.

Воронова О. Н. Особенности развития женской репродуктивной сферы у мутанта кукурузы *pam1* // Тез. докл. II (X) съезда РБО «Проблемы ботаники на рубеже веков». СПб., 1998. Т. 1. С. 108.

Воронова О. Н., Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Особенности морфогенеза семязачатка мутантов кукурузы *mac1* и *pam1* // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 134—135.

Воронова О. Н., Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Морфогенез семязачатка *Zea mays* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 10—26.

Голубовская И. Н. Экспериментальное исследование генного контроля мейоза у кукурузы // Теоретич. основы селекции АН СССР. Сиб. отд. Новосибирск, 1985. С. 119—135.

Голубовская И. Н., Машненков А. С. Множественные нарушения мейоза кукурузы, вызываемые одной рецессивной мутацией *pam A—A 344* // Генетика. 1977. Т. 8. № 11. С. 1910—1921.

Красников Л. Г. Семейство *Butomaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Л., 1990. Т. 5. С. 5—8.

Модилевский Я. С., Оксиюк П. Ф., Худяк М. И. и др. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев, 1968. 336 с.

Орёл Л. И. Цитология мужской цитоплазматической стерильности кукурузы и других культурных растений. Л., 1972. 84 с.

Романов И. Д. Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований // Генетика. 1970. Т. 6. № 10. С. 11—25.

Савич Е. И. Формирование археспория и происхождение тапетума у *Helobiae* // Бот. журн. 1968. Т. 4. С. 514—523.

Carniel K. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte des sporogenen Gewebes der Gramineen und Cyperaceen. I. *Zea mays* // Österr. Bot. Zeitschr. 1961. Bd 108. S. 228.

Golubovskaya I. N., Harper L. C., Pawlowski W. P., Schichnes D., Cande W. Z. The *pam1* gene is required for meiotic bouquet formation and efficient homologous synapsis in maize (*Zea mays* L.) // Genetics. 2002. Vol. 162. P. 1979—1993.

Heslop-Harrison J., Mackenzie A. Autoradiography of (2^{14}—C) — thymidine derivative during meiosis and microsporogenesis in *Lilium anthers* // J. Cell Sci. 1967. Vol. 2. P. 387—400.

Rodkiewicz B. Walls with callose in the megaspores and hypostase of ovules of *Antirrhinum majus* observed in a fluorescence microscope // Bull. Acad. Pol. Sci, Ser. Sci. Biol. 1967. Vol. 5. N 15. P. 493—495.

Sheridan W. F., Avalkina N. A., Shamrov I. I., Batygina T. B., Golubovskaya I. N. The *mac1* gene: controlling the commitment to the meiotic pathway in maize // Genetics. 1996. Vol. 142. P. 1009—1020.

Sheridan W. F., Golubeva E. A., Abramova L. I., Golubovskaya I. N. The *mac1* mutation alters the developmental fate of the hypodermal cells and their cellular progeny in the maize anther // Genetics. 1999. Vol. 153. P. 933—941.

Waterkeyn L., Bienfait A. On a possible function of the callosic special wall in *Ipomoea purpurea* (L.) Roth. // Grana. 1970. Vol. 10. N 1. P. 13—20.

SUMMARY

Embryological investigation of mutant plants of the maize (*Zea mays* L.) has shown that effect of the *pam1* gene was displayed on the early stage of prophase I of the meiosis and it lead to a long interrupt in the meiocyte development at this stage both in the anthers and in the ovules. This stage is referred in this paper as the «stage of rest».

The normal formation and normal period of the development of the structures of generative organs in mutant plants were observed. The correlation in time progress of the meiocytes and surrounding somatic tissue was broken with «stage of rest».

The phenomenon described here could indicate the independence of the passage of meiosis stage and the genesis of the anther and the ovule structure in normal plants in the period when callose begins to deposit on the meiocytes, and it has confirmed the fact that the callose is an isolational barrier of sporogenous cells.

The influence of the *pam1* mutation on the disappearance of callose in prophase I on some meiocytes was discovered.

УДК 573 : 575.8

© В. С. Чупов

АНАЛИЗ УРОВНЕЙ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ РОДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА *AMBROSIOIDEAE* (*ASTERACEAE*) И ИХ СВЯЗЬ С ЗАКОНОМЕРНОСТЯМИ РАЗВИТИЯ ФИЛЕМЫ

V. S. CHUPOV. THE ANALYSIS OF EVOLUTIONARY ADVANCE LEVELS OF THE GENERA OF *AMBROSIOIDEAE* SUBFAMILY (*ASTERACEAE*) AND THEIR RELATIONSHIP WITH THE PHYLEME DEVELOPMENT REGULARITIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 06.06.2003

На основании анализа морфологических, анатомических и палинологических данных определяются уровни эволюционного развития родов подсем. *Ambrosioideae.* Показано, что наиболее примитивным является род *Oxytenia*, наиболее продвинутым — *Ambrosia.* Наименьший уровень гетеробатмии характерен для наиболее продвинутого рода *Ambrosia.* Таксоны с более высоким уровнем эволюционной продвинутости характеризуются большей активностью видообразования.

Ключевые слова: закономерности филогенеза, интенсивность таксонообразования, уровни эволюционного развития, эволюционный процесс.

Подсем. *Ambrosioideae* сем. *Asteraceae* представляет собой естественную группу родов, основным направлением эволюции которых является приспособление к ветроопылению в условиях открытых аридизированных пространств американского континента. Относительно хорошая его анатомическая и палинологическая изученность благоприятствует эволюционному исследованию входящих в него родов.

В качестве систематической основы для анализа уровней эволюционной продвинутости таксонов была принята система A. Rydberg (1922), как наиболее соответствующая необходимым для подобной работы требованиям. Это единственная монографическая обработка группы, доведенная до видов. Она была принята за основу при проведении палинологических исследований (Woodehaus, 1928). Наконец, принятая Rydberg концепция малых, дробных таксономических единиц позволяет с большей детальностью анализировать эволюционный процесс в группе.

Рядом ботаников были предприняты попытки укрупнения принятых Rydberg родов (Payne, 1964; Stuessy, 1977; Robinson, 1981). Эти преобразования не кажутся нам удачными, так как хуже отражают этапы эволюционного развития. Объединение родов *Ambrosia* и *Franseria* (Payne, 1964) было проведено на том основании, что в 3 из 24 видов рода *Franseria* встречаются формы, плоды которых сходны с плодами представителей рода *Ambrosia*, а между *A. artemisiifolia* Meyen et Walp. и *F. acanthicarpa* (Hook.) Coville автором был получен межродовой гибрид, доведенный до F_4. Последний довод, однако, лишает доказательности первое положение, так как легкость гибридизации и может являться причиной появления промежуточных форм плодов. С другой стороны, если следовать логике биологической концепции вида, то все (более 40) виды обоих родов необходимо было бы объединить

ТАБЛИЦА 1

Общее число видов в рассматриваемых родах подсем. *Ambrosioideae* и число видов, исследованных анатомически и палинологически

Таксоны	Число видов		
	в роде (по: Rydberg, 1922)	исследованных анатомически (по: Carlquist, 1966)	исследованных палинологически (по: Woodehouse, 1926, 1928)
Триба *Ivieae*			
Oxytenia	1	1	1
Euphrosine	1	0	1
Iva	11	1	7
Dicoria	7	1	2
Триба *Ambrosieae*			
Hymenocleae	4	2	3
Xanthium	21 (2)	1	10
Franseria	39	5	7
Ambrosia	21	4	8

в один биологический вид, что, конечно, недопустимо. Вероятно, следует предположить, что в данной группе генетические барьеры не совпадают с границами таксонов или легко преодолеваются в условиях культуры. Впрочем, принятие концепции W. Payne не отражается на выводах нашей работы, так как и по его представлениям виды упраздняемого рода *Ambrosia* представляют собой наиболее продвинутые ветви рода *Franseria* s. l.

Против включения рода *Oxytenia* в род *Iva* наряду с данными морфологии (иные форма чешуй на цветоложе, положение соцветий, жизненная форма и продолжительность жизни) свидетельствуют данные палинологии. Все виды, выделенные Rydberg из рода *Iva* (*Oxytenia*, *Cyclachaena Leucoiva*, *Chorisiva*), отличаются от видов, представленных в р. Iva по строению экзины, размерам пыльцы, борозд и шипов (Skvarla, Larson, 1965).

На основании кладистического анализа была признана полифилетичность рода *Iva* s. l. (Bolick, 1983). Скорее, в пользу самостоятельности мелких родов Rydberg говорят и пока еще малочисленные данные рестриктазного анализа хлоропластной ДНК (Miao et al., 1995). К желанию вернуться к концепции Rydberg склоняются и авторы одной из последних обзорных работ по сложноцветным (Karis, 1994). К признанию высокого таксономического ранга амброзиевых, что также более соответствует этой концепции, приходит и Р. В. Камелин (2000).

Число родов в рассматриваемой группе (по: Rydberg, 1922) достигает 12, но не все они исследованы достаточно полно. Табл. 1 дает представление о степени изученности рассматриваемой группы.

Необходимо заметить, что число видов в роде *Xanthium* кажется значительно завышенным. По современным данным, их всего 2. Спорность этого вопроса заставляет нас исключить этот род из окончательного анализа.

Материалы и принципы анализа

Морфологические особенности представителей подсем. *Ambrosioideae* изучены на материале гербарных коллекций Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Имеющиеся данные дают возможность проанализировать

относительные уровни эволюционного развития 8 родов. Ниже приводится кодекс эволюционного развития рассматриваемых признаков. Совокупность примитивных признаков можно рассматривать как симплезиоморфию гипотетического предкового таксона, по отношению к которому отсчитываются уровни продвинутости рассматриваемых родов.

Направления эволюции морфологических признаков достаточно обычны. Они сводятся к специализации, редукции и срастанию вегетативных и генеративных структур, сокращению жизненных циклов, увеличению диаметров и уменьшению длины сосудов, а также уменьшению длины волокон либриформа. Для обеспечения ветроопыления происходят соответствующие изменения в расположении цветочных корзинок. Направления эволюции признаков пыльцевых зерен были установлены Wodehous (1928) на достаточно представительном материале и заключаются в увеличении размеров пыльцы, уменьшении длины борозд и увеличении размеров шипов экзины. Указанные направления эволюционных преобразований пыльцы для таксонов сложноцветных, переходящих к ветроопылению, совпадают с направлениями эволюции других признаков. В ниже приведенном списке эволюционные состояния признаков даются в последовательности от более примитивного их состояния к более продвинутому и дается оценка их по десятибалльной системе.

1. Тип цветков в корзинках: обоеполые — 0; однополые — 10.

2. Число женских цветков в корзинке: более 20 — 0; 2—3 цветка — 5; 1 цветок — 10.

3. Число мужских цветков в корзинке более 20 — 0; 5—20 цветков — 10.

4. Число рядов обертки в обоеполых или мужских корзинках: 2 и более рядов — 0; 1 ряд — 10.

5. Число лопастей или долей одного ряда обертки: более 5 — 0; 5 и менее — 10.

6. Степень сравнения листочков обертки: листочки обертки свободные — 0; листочки обертки срослись и длина лопастей равна примерно половине радиуса обертки — 5; длина лопастей менее 1/3 радиуса обертки — 10.

7. Число жилок, независимо входящих в листочки обертки: 3 жилки — 0; 1 жилка — 10.

8. Форма чешуй общего цветоложа: широкие по всей длине — 0; расширенные на конце — 5; нитевидные — 10.

9. Длительность жизненного цикла: растения многолетние — 0; малолетники — 5; однолетние — 10.

10. Жизненная форма: в роде только древесные или кустарниковые формы — 0; в роде примерно в равном количестве древесно-кустарниковые и травянистые формы — 5; в роде присутствуют преимущественно или исключительно травянистые формы — 10.

11. Корзинки обращены вверх или в стороны — 0; корзинки обращены вниз — 10.

12. Средний диаметр сосудов: менее 50 мкм — 0; 50—60 мкм — 5; более 60 мкм — 10.

13. Средняя длина члеников сосудов: более 180 мкм — 0; 170—180 мкм — 5; менее 170 мкм — 10.

14. Отношение длины сосудов к их ширине: более 5 — 0; 4—5 — 5; 2—3 — 10.

15. Средняя длина волокон либриформа: менее 400 мкм — 0; 400—500 мкм — 5; более 500 мкм — 10.

16. Пыльца относительно мелкая — 0; относительно крупная — 10.

17. Шипы экзины нередуцированные — 0; редуцированные — 10.

18. Борозды по длине примерно равны половине длины окружности пыльцевого зерна — 0; борозда примерно равна 1/3 длины окружности — 5; длина борозды едва превышает длину поры — 10.

Имеется большое количество данных электронного трансмиссионного исследования пыльцы родов данной группы (Skvarla, Larsen, 1965). Однако ввиду неясного представления о направлении эволюционных преобразований выявленных структур мы отказались от использования их в настоящей работе.

Результаты и обсуждение

а. Уровни эволюционной продвинутости родов

Прежде всего нами был проведен анализ по распределению эволюционных состояний признаков среди рассматриваемых родов и индексы их эволюционной продвинутости, представляющие суммы показателей по всем признакам каждого рода (табл. 2). Анализ таблиц показывает, что 2 трибы подсемейства представляют собой 2 самостоятельных ствола филогенетического древа амброзиевых. Один из них, более примитивный, представлен родами трибы *Ivieae* с наиболее примитивным родом *Oxytenia* и наиболее продвинутым *Dicoria*. Эти роды имеют индексы эволюционной продвинутости 65 и 120 соответственно. Более продвинутая триба *Ambrosieae* начинается примитивным родом *Hymenoclea* (индекс 85) и заканчивается родом *Ambrosia* (индекс 155). Наиболее примитивные роды обеих триб находятся примерно на одном эволюционном уровне и отличаются только соотношением мужских и женских цветков в соцветиях и степенью срастания листочков обертки. Остальные признаки эволюционируют в каждой ветви параллельно и независимо. Таким образом, мы можем проанализировать 2 самостоятельных филогенетических ствола.

б. Уровни гетеробатмии родов

Существующий уровень эволюционной продвинутости в рассматриваемой группе достигается за счет эволюции разных комбинаций признаков в разных родах. Хотя направление эволюции признаков в обоих трибах одинаково (об этом говорят сходные тенденции их развития как внутри, так и за пределами изучаемой группы), время включения их в эволюционный процесс различно. Данный факт может трактоваться как указание на различные направления действия отбора в родах в разное время. Но не менее вероятно, что это свидетельствует об ограниченных возможностях эволюционирующих организмов, которые не могут развивать все признаки одновременно. В качестве подтверждения можно привести тот факт, что значительная часть признаков (тип цветков в корзинках, число рядов обертки, число листочков или лопастей одного ряда обертки, степень срастания листочков обертки, число жилок, независимо входящих в листочки обертки, форма чешуй общего цветоложа, размер борозды пыльцы) не несут явного приспособительного характера, но, вероятно, являются следствием развития общего эволюционного синдрома и повышения организационного уровня растений.

В качестве показателя уровня гетеробатмии родов используется среднее квадратическое отклонение, широко используемое в математической статистике (см. табл. 2). Как оказалось, наименьший уровень гетеробатмии (2.9) присущ наи-

ТАБЛИЦА 2

Распределение эволюционных состояний признаков среди родов подсем. *Ambrosioideae*, индекс их эволюционной продвинутости и показатель гетеробатмии

Признаки	Эволюционное состояние признаков в родах							
	триба *Ivieae*				триба *Ambrosieae*			
	Oxytenia	*Euphrosine*	*Iva*	*Dicoria*	*Hymenoclea*	*Xanthium*	*Franseria*	*Ambrosia*
Тип цветов в корзинках:	0	0	0	0	10	10	10	10
число женских цветков в корзинке	0	0	5	5	10	5	5	10
число мужских цветков в корзинке	10	10	10	10	10	0	5	10
число рядов обертки в обоеполых или мужских корзинках	10	0	10	10	0	5	10	10
число листочков или лопастей одного ряда обертки	10	0	10	10	0	5	0	10
степень срастания листочков обертки	0	0	0	0	5	0	5	10
число жилок, независимо входящих в листочки обертки	0	10	0	10	10	0	10	10
форма чешуй общего цветоложа	5	5	10	10	5	5	10	10
длительность жизненного цикла	0	0	5	10	0	10	0	5
жизненная форма	0	10	5	10	0	10	5	10
положение соцветий	0	10	10	10	0	0	10	10
средний диаметр сосудов	5	—	0	10	0	5	0	5
средняя длина члеников сосудов	5	—	10	0	5	10	5	0
отношение длины сосудов к диаметру	10	—	5	10	0	10	5	5
средняя длина волокон либриформа	10	—	0	5	0	5	5	10
размер пыльцы	0	0	10	0	10	10	10	10
размер шипов экзины	0	10	10	10	10	10	10	10
размер борозды	0	5	10	0	10	10	10	10
индекс эволюционной продвинутости	65	—	110	120	85	110	115	155
показатель гетеробатмии	4.5	—	4.4	4.5	4.7	4.0	3.8	2.9

Примечание. Для рода *Euphrosine* анатомические данные отсутствуют, поэтому можно указать только пределы индекса эволюционной продвинутости (60—100). По этой же причине не приводится и показатель гетеробатмии.

более продвинутому роду *Ambrosia*. Следующий уровень (3.8—4.0) имеют роды *Franseria* и *Xanthium*. Остальные роды обеих триб имеют более высокие и примерно одинаковые уровни этого признака (4.4—4.7). Низкий уровень гетеробатмии эволюционно продвинутого рода показывает, что все или большинство из рассматриваемых признаков достигли в нем максимально возможного в настоящее время уровня развития и исчерпаны возможности эволюционного процесса в них на данном этапе. Таким образом, определение уровня гетеробатмии может оказаться важным показателем эволюционного состояния таксона.

в. Анализ числа видов в родах разной эволюционной продвинутости

Ранее на ряде примеров было показано, что развитие отходящей, боковой филогенетической ветви происходит в соответствии с определенными закономерностями. В точке ветвления она разделяется на 2 ветви — эволюционно стазисную и эво-

люционно активную. Стазисная ветвь доносит до нашего времени то (или близкое к тому) состояние признаков, которое было характерно для составляющих ее таксонов на момент начала дивергентного развития. В эволюционно активной ветви продолжается накопление новых апоморфий.

Подобная дифференциация отражается и на интенсивности таксонообразования в этих ветвях. В сем. *Medeolaceae*, принадлежащем к эволюционно стазисной ветви, род *Streptopus* насчитывает 10 видов, *Scoliopus* — 2, *Clintonia* — 6, *Medeola* — 2 вида. Сем. *Liliaceae*, являющееся эволюционно активной ветвью порядка *Liliales*, содержит 10—12 родов и около 600 видов.

В другой ветви *Camassia—Agavaceae* род *Camassia* включает в себя 6 видов, близкий к ней род *Chlorogalum* — 5, *Hosta* — 40 видов, терминальный таксон этой ветви — сем. *Agavaceae* состоит из 7 родов и 300—400 видов.

В третьей ветви базальный таксон (сем. *Hemerocallidaceae*) состоит из одного рода, включающего в себя 15 видов. Терминальный, эволюционно продвинутый таксон (сем. *Phormiaceae*) имеет 5 родов и 30—40 видов.

В семействе ирисовых подсем. *Nivenioideae*, представляющее собой эволюционно стазисную ветвь, содержит 6 родов и около 80 видов. Подсемейства *Iridoideae* и *Ixioideae*, принадлежащие к содержащей большое количество продвинутых признаков эволюционно активной ветви, содержат 42 и 28 родов и 687 и 860 видов соответственно. На основании проведенного анализа было сделано заключение о том, что, вероятно, таксоны эволюционно стазисных ветвей характеризуются не только меньшим уровнем эволюционной продвинутости, но и меньшей способностью к диверсификационной активности на уровне родов и видов. И наоборот, эволюционно активные ветви наряду со способностью к апоморфному развитию характеризуются значительным родовым и видовым разнообразием (Чупов, 2001а). Было интересно определить, насколько данная закономерность характерна для других групп покрытосеменных.

Были сопоставлены уровни эволюционной продвинутости и числа видов в родах триб *Ivieae* и *Ambrosieae* (табл. 3). Выявляется действительно хорошая положительная корреляция между уровнем эволюционной продвинутости родов и их видовым богатством. Так, в трибе *Ivieae* более примитивные роды *Oxytenia* и *Euphrosyne* (индексы продвинутости 65 и 70) насчитывают по 1 виду; роды *Iva* и *Dicoria* (индексы 110 и 120) имеют 11 и 7 видов соответственно. В трибе *Ambrosieae* наблюдаются аналогичные соотношения: род *Hymenoclea* (индекс 85) насчитывает 4 ви-

ТАБЛИЦА 3

Соотношение индексов эволюционной продвинутости и числа видов в родах подсем. *Ambrosioideae*

Таксоны	Индекс эволюционной продвинутости	Число видов в роде
Триба *Ivieae*		
Oxytenia	65	1
Euphrosyne	70	1
Iva	110	11
Dicoria	120	7
Триба *Ambrosieae*		
Hymenoclea	85	4
Xanthium	110	21 (2)
Franseria	115	39
Ambrosia	155	21

да, тогда как *Franseria* и *Ambrosia* (индексы 115 и 155) имеют 39 и 21 вид соответственно. Род *Xanthium*, несмотря на неопределенность его видового состава, на качественном уровне из закономерности не выпадает. Промежуточный по уровню эволюционной продвинутости, он близок к промежуточному состоянию и по числу видов, при принятии их максимального числа (21), или более сходен с примитивным родом *Hymenoclea*, при принятии минимального числа, равного 2.

Однако обращает на себя внимание странный факт. Самые продвинутые роды в обеих трибах имеют все же заметно меньшее видовое разнообразие, чем их непосредственные предшественники. Причина этого может крыться и в разнокачественности видов в молодых и более старых родах, что может отразиться на восприятии их таксономистом, и в незавершенности процесса видообразования в наиболее продвинутых группах, выражающегося в том, что не все возможные видовые комбинации признаков к настоящему времени реализованы. Во всяком случае, этот факт кажется нам заслуживающим специального внимания.

Заключение

На основе предпринятого исследования уровней эволюционного развития родов подсем. *Ambrosioideae* сем. *Asteraceae* показано, что более эволюционно продвинутые роды имеют и большее видовое разнообразие. Наиболее продвинутый род подсемейства — *Ambrosia* — имеет наименьший уровень гетеробатмии. Выявленные факты могут рассматриваться как еще одно подтверждение существования определенных закономерностей в развитии и строении филогенетических ветвей, на существование которых указывалось ранее (Чупов, 1995, 2001а, б, 2002).

Благодарности

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48529).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Сложноцветные (краткий обзор системы). СПб.; Барнаул, 2000. 59 с.

Чупов В. С. Компенсирующий возврат признаков в примитивное состояние // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 1—7.

Чупов В. С. О возможной функциональной дифференциации геномов в процессе филогенеза и подходах к ее изучению. I. Неонтологическая летопись эволюции и ее анализ // Цитология. 2001а. Т. 43. № 10. С. 975—986.

Чупов В. С. О возможной функциональной дифференциации геномов в процессе филогенеза и подходах к ее изучению. II. Возможные подходы к выяснению материальных основ неравнозначности филогенетических линий // Цитология. 2001б. Т. 43. № 10. С. 987—991.

Чупов В. С. Форма боковой филогенетической ветви у растений по данным неонтолого-таксономической летописи эволюции // Успехи совр. биол. 2002. Т. 122. № 3. С. 227—238.

Bolick M. A cladistic analysis of the *Ambrosiinae* Lees. and *Engelmanniinae* Stuessy // Advances in cladistics / Ed. by V. Funk, N. Platnick. New York, 1983. P. 125—141.

Carlquist Sh. Wood anatomy of *Antemidee*, *Ambrosieae*, *Calenduleae* (*Compositae*) // Aliso. 1966. Vol. 6. N 2. P. 1—23.

Karis O. R. Heliantheae—Ambrosiinae Less. // *Asteraceae.* Cladistics and classification / Ed. by K. Bremer. Portland, 1994.

Miao B., *Turner B.*, *Marby T.* Systematic implication of chlorophlast DNA variation in the subtribe *Ambrosiinae* (*Asteraceae*) // Am. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 7. P. 924—932.

Payne W. A re-evaluation of the genus *Ambrosia* (*Compositae*) // J. Arn. Arb. 1964. N 4. P. 401—438.

Robinson H. A revision of the tribal and subtribal limits of *Heliantheae* (*Asteraceae*) // Smithson. Contrib. Bot. 1981. N 51. P. 1---95.

Rydberg A. North american flora. New York, 1922. Vol. 33. Pt 1. 110 p.

Skvarla J., *Larson D.* An electron microscopic study of pollen morphology // Grana. 1965. Vol. 6. N 2. P. 210—269.

Stuessy T. Heliantheae. Systematic review // The biology and chemistry of the *Compositae* / Ed. by H. Heywood, J. Harborn, B. Turner. London; New York, 1977. Ch. 23. P. 621—671.

Wodehous R. Pollen grain morphology in the classification *Anthemideae* // Bull. Torr. Bot. Club. 1926. Vol. 53. P. 479—485.

Wodehous R. Pollen grains in the identification and classification of plants. I. The *Ambrosiaceae* // Bull. Torr. Bot. Club. 1928. Vol. 55. P. 181—193.

SUMMARY

The levels of evolutionary advance of genera of *Ambrosioideae* subfamily have been determined from the analysis of morphological, anatomical and palynological data. The genus *Oxytenia* is the most primitive while the genus *Ambrosia* is the most progressive and has the lowest level of heterobathmy. The taxa with higher level of evolutional advance are characterized by a greater intensity of speciation.

УДК 581.55.630*182.21

© А. М. Крышень

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА ВЕЙНИКОВОЙ ВЫРУБКИ. 3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ

A. M. KRYSHEN. STRUCTURE OF SMALL-REED CLEAR-CUTTING COMMUNITY. 3. FORMATION PATTERNS

Институт леса Карельского научного центра РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел. (8142) 769679
Факс (8142) 769600
E-mail: kryshen@krc.karelia.ru
Поступила 12.05.2003

Обобщаются материалы, представленные в первых двух частях, посвященных динамике видового состава и взаимоотношениям растений, а также рассматриваются механизмы формирования структуры сообщества. Вырубка — это кратковременный и очень динамичный этап развития растительного сообщества от момента рубки древостоя до стадии сомкнутого молодняка. Рассмотрение отдельных процессов формирования растительного сообщества вырубки (видовой состав, взаимоотношения растений), их изменчивость и непредсказуемость создают впечатление хаотичности происходящего, что подтверждается результатами применения различных математических методов, выдвигающих гипотезы, носящие во многом противоположный характер. Сообщество вейниковой вырубки тем не менее закономерным образом проходит через определенные стадии развития, формируя структуру, позволяющую ему наиболее продуктивно в данных условиях использовать ресурсы среды для обеспечения своего развития. Все это указывает на то, что процессы формирования растительного сообщества не могут рассматриваться и моделироваться исходя только из целесообразности поведения отдельно взятых растений или популяций и в отрыве сообщества от его позиции в пространстве (в системе с соседними сообществами) и во времени (в сукцессионном ряду).
Ключевые слова: структура растительного сообщества, сукцессия, взаимоотношения растений, видовое разнообразие, вырубка.

Ранее (Крышень, 2003а) было проанализировано разнообразие сосудистых растений на вейниковых вырубках и показано, что видовой состав сильно изменчив в пространстве и во времени. Но, несмотря на кажущуюся хаотичность происходящих процессов, все исследованные сообщества к девятому году имели ряд общих черт, что позволило предположить наличие у них неких общих внутренних регуляторных механизмов. Был сделан вывод (Крышень, 2003б) о том, что взаимоотношения растений не имеют постоянного характера, а исход конкурентной борьбы во многом зависит от условий среды. В данной (заключительной) статье на основании всех сведений сделана попытка проанализировать процессы формирования сообщества вырубки.

Восстановление лесной растительности на вырубках часто приводят как пример того или иного типа сукцессии. Так, А. П. Шенников (1964) относит его к эндо-экогенетическим сменам, т. е. изменение структуры сообщества обусловлены изменениями местообитания, которые, в свою очередь, вызваны жизнедеятельностью сообщества. В качестве возможной причины смены одного фитоценоза другим ука-

зываются изменения среды доминантами таким образом, что она становится неблагоприятной для них самих (Раменский, 1971). Для сообществ вейниковых вырубок, как и вообще для большинства сообществ (Ипатов, Кирикова, 1989), данный тезис является сомнительным, и если и существуют в природе примеры «самоубийства» ценопопуляций растений и растительных сообществ, то это исключения, которые требуют специального изучения. Другим механизмом, возможно обеспечивающим смену доминантов на вырубке, является такое изменение среды предыдущими видами, при котором она становится благоприятной или, по крайней мере, доступной для видов последующих стадий (модель способствования по: J. Connel и R. Slatyer, 1977), которые являются, в свою очередь, более сильными конкурентами (Василевич, 1993; Ипатов, Кирикова, 1997). Подобный механизм кажется логичным при объяснении восстановления леса на вырубках, особенно смены лиственных древесных пород хвойными. Однако в нашем случае (на этапе до формирования сомкнутых молодняков) все виды, участвующие в формировании сообщества вейниковой вырубки, произрастают на ней или в непосредственной к ней близости в сходных условиях экотопа. Кроме того, доминанты, определяющие изменения структуры изучаемых сообществ, обладают широкой экологической амплитудой, и изменения условий произрастания, произведенные одним из видов, не могут быть решающими для внедрения в сообщество другого. Предложенный механизм изменения структуры сообщества не объясняет, как соседствующие виды с широкой, в значительной степени перекрывающейся экологической амплитудой сменяют друг друга в процессе развития сообщества на вырубке, тем более что происходит не вытеснение, а, скорее, взаимное дополнение видов. Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова и А. И. Соломещ (2000) рассматривают сукцессию на вырубке как пример простой автогенной, развивающейся по модели толерантности (все участвующие в формировании сообщества виды имеют равные возможности, но остаются и постепенно занимают ведущее положение, наиболее устойчивое к изменениям среды), но и модель торможения (виды тормозят развитие других до тех пор, пока сами не ослабнут), на первый взгляд, ничуть не худшим образом можно применить к описаниям изменений, происходящих на вейниковой вырубке. То, что все модели сукцессии, предложенные J. Connell и R. Slatyer (1977), могут быть применены при описании процессов, происходящих на вейниковой вырубке, неудивительно — ведь они являются хорошей иллюстрацией попыток переноса закономерностей взаимодействия отдельных видов на все сообщество. Т. А. Работнов (1983) в отличие от А. П. Шенникова сукцессию на вырубке приводит в качестве примера экзогенной сукцессии. В. Н. Сукачев (1972), также рассматривая вырубку в качестве примера экзогенной сукцессии, отмечает, что здесь присутствует и сингенез и эндогенез, и заключает, что все 3 процесса, «действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразят и усложняют сукцессии биогеоценозов» (стр. 374). Рассуждая о механизмах устойчивости или динамики сообществ, не следует сводить все к влиянию тех или иных факторов на отдельные виды или группы видов. Ориентируясь на взгляды российских классиков фитосоциологии (Пачоский, 1921; Сукачев, 1972), растительное сообщество следует рассматривать не как простое механическое объединение растений, а как некоторое новое качество, развивающееся по своим законам. Можно сказать, что В. Н. Сукачев фактически наделяет растительное сообщество целью: «Сообщество есть организация растений, имеющая своей функцией более полное, чем отдельным растением, использование производительных сил местообитания» (1972:21). Т. е. растительное сообщество есть объединение растений с целью более продуктивного использования ресурсов среды и достижения максимально продуктивного в конкретных условиях состояния. Таким обра-

зом, изменение сообщества во времени есть постепенное продвижение его к максимально продуктивному состоянию (климаксу) и рассматривать стадии вырубки необходимо без отрыва от всего временного ряда сообществ. На основании вышеизложенного (учитывая разброс мнений), а также ранее опубликованных мною материалов (Крышень, 2003а, б), описывающих динамику видового состава и характер взаимоотношений растений, в качестве основной будем рассматривать гипотезу наличия внутренних регуляторных механизмов формирования структуры растительного сообщества вейниковой вырубки, организующих его как целое в пространстве и во времени.

Материал и методика

Исследовались растительные сообщества, образовавшиеся после рубки вторичных ельников черничных. В составе бывших насаждений присутствовали ель, сосна, осина, береза и местами ольха. Постоянные пробные площади (ППП) отличались составом бывшего насаждения, почвами, удаленностью от края леса, нарушенностью почвенного покрова и т. д. На 20 ППП площадью 50 м^2 каждая ежегодно проводились учеты состава и обилия видов. Подробная характеристика объектов исследования приведена ранее (Крышень, 2003а).

С целью выработки рабочей гипотезы нами выполнен факторный анализ (Иберла, 1980; Харин, 1992). Переменными являлись описания 20 ППП в 1990, 1994 и 1998 гг. Промежуточные (между этими годами) описания не использовались, так как это значительно затруднило бы интерпретацию результатов, а изменения, происходящие в напочвенном покрове в течение 1 года, не могут позволить выявить тенденции развития и в значительной степени отражают случайные процессы, погодные условия и возможные ошибки глазомерного учета. В характеристике переменных участвовали виды: вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), луговик извилистый (*Avenella flexuosa* (L.) Drej.), полевица тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.). Все остальные виды были объединены в группы по эколого-ценотическим признакам: сорные — растения, обитающие преимущественно на сельскохозяйственных полях и занесенные на вырубки с техникой или с посадочным материалом; таежное мелкотравье и лесные кустарнички — в большинстве это виды, свойственные коренным ельникам черничным; луговые и обитающие под пологом смешанных лесов виды; древесные растения.

Для формирования гипотезы о влиянии временно́го и пространственного факторов на структуру сообщества и оценки вклада вида в варьирование сообщества по указанным факторам был применен метод, разработанный В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1977) на основе дисперсионного анализа.

Результаты математической обработки описаний (выработка рабочих гипотез)

В процессе выполнения факторного анализа было извлечено 7 факторов, достоверно влияющих на состав и обилие видов растительных сообществ изученных вырубок.

1-й фактор описывает 39.3 % полной дисперсии и имеет значительные положительные оценки нагрузок (>0.5) на переменные, отличающиеся высоким покры-

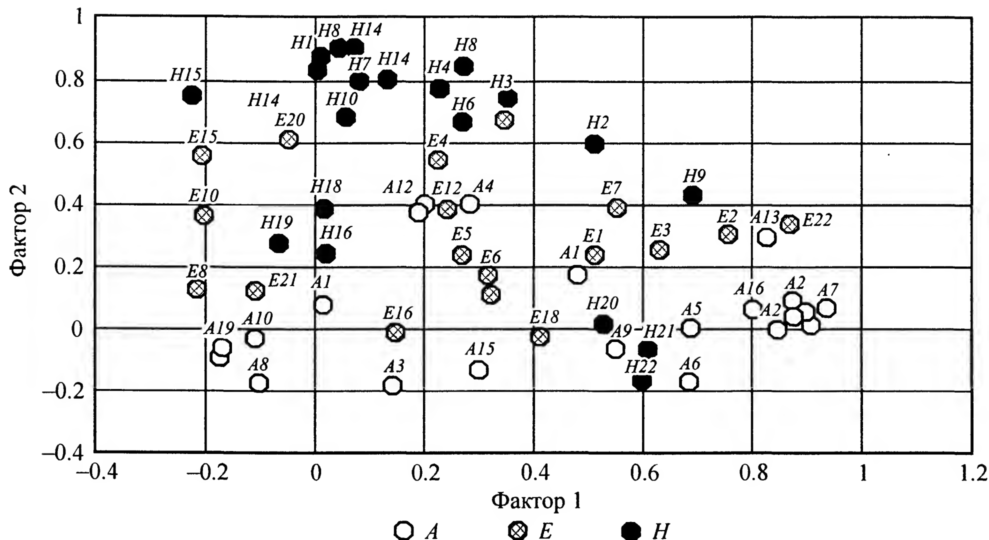


Рис. 1. Распределение описаний ППП в пространстве 2 факторов.

1 — комплекс биотопических и антропогенных факторов, определяющих обилие вейника лесного, 2 — возраст вырубки (время). *A* — 1-й, *E* — 5-й, *H* — 10-й годы.

тием вейника лесного. Можно также заметить, что максимальные нагрузки фактора связаны в основном с ППП 1-го года (50 %). Исследования проводились в условиях вейниковых вырубок на небольшой территории с относительно выровненным экотопом; поэтому обилие вейника отражает комплекс пространственных факторов и степень антропогенной нарушенности. Результаты также свидетельствуют о том, что роль вейника с годами снижается. Это отражается не только в количестве переменных со значительной нагрузкой, но и значениями факторных нагрузок.

2-й фактор описывает 16.4 % полной дисперсии и имеет значительные положительные нагрузки на 17 переменных, которые являются описаниями растительности ППП на вырубках, в большинстве 9-летнего возраста (71 %). На рис. 1 хорошо заметно расхождение ППП в вертикальной проекции именно по признаку возраста. Отдельные ППП с 9-летних вырубок, соседствующие с ППП однолетних вырубок, отличаются нарушенным почвенным покровом, что вызвало значительное замедление развития растительности.

Вместе 1-й и 2-й факторы описывают 55.7 % полной дисперсии и, безусловно, являются ведущими в формировании структуры растительного сообщества на вейниковых вырубках в условиях ельников черничных.

3-й фактор описывается 6 переменными со значительными нагрузками, но только 2 переменные вносят существенный вклад (около 80 %) в вариабельность фактора. Фактор описывает 11.9 % полной дисперсии. Анализ распределения переменных по этому фактору показал, что, вероятнее всего, им является состав бывшего насаждения, тесно связанный с почвенными условиями, обеспечивающими доминирование луговика извилистого. В первые годы восстановления растительности на вырубках фактор не проявляется.

4-й фактор описывает 9.9 % полной дисперсии и имеет значительные отрицательные нагрузки на переменные, которые отличаются высокой долей участия иван-чая. Как и в случае с 3-м фактором, проявляется в основном к 5-му году вос-

становления растительности. Исключение составляет ППП, заложенная на месте сжигания порубочных остатков, где иван-чай был обилен с 1-го года.

5-й фактор описывает 7.4 % полной дисперсии и имеет значительные положительные нагрузки на переменные, характеризующиеся повышенным участием полевицы тонкой в строении сообщества. Характерно, что среди переменных с высокими нагрузками на этот фактор преобладают 5-летние (57 %) вырубки, из чего можно сделать предположение, что участие полевицы в структуре сообщества максимально возрастает к 5-му году и далее снижается.

6-й фактор описывает 3.8 % полной дисперсии и имеет значительные положительные нагрузки на переменные, характеризующиеся активным участием видов лугов и смешанных лесов. Среди переменных с высокими нагрузками на этот фактор практически отсутствуют ППП 9-летнего возраста. Исключение — ППП, где развитие растительности идет на участке с уничтоженным верхним слоем почвы. Это может свидетельствовать о постепенном вытеснении «других» видов в процессе снижения количества свободного пространства.

7-й фактор описывает 2.1 % полной дисперсии и имеет значительные положительные нагрузки на переменные, характеризующиеся активным участием кустарничков и видов таежного мелкотравья. Фактор также имеет значительную отрицательную нагрузку на переменные, отличающиеся высоким обилием сорных трав.

Суммарный вклад 7 факторов в полную дисперсию равняется 90.7 %.

Анализ матрицы корреляций между факторами позволил более четко их интерпретировать. Обнаружена связь факторов 1-го (комплекс факторов, определяющих обилие вейника лесного) и 2-го (возраст вырубки) с 6-м (комплекс факторов, определяющих обилие луговых видов). Объяснить это можно тем, что вклад вейника, как и луговых видов, в варьирование структуры сообщества уменьшается с возрастом вырубки.

Связь 3-го (условия биотопа, определяющие доминирование луговика извилистого) и 7-го (условия биотопа, влияющие на обилие сорных и таежных видов) факторов можно объяснить тем, что они являются выражением влияния первичных условий формирования растительности на вырубках: состав бывшего древостоя, состояние почвенного покрова, удаленность от населенного пункта и т. д., т. е. тех условий среды, которые обеспечивали поступление, прорастание зачатков растений и самое главное способствовали закреплению, хотя бы на непродолжительное время, видов, не способных конкурировать с вейником в обычных для исследуемого района условиях.

Таким образом, на основании проведенного факторного анализа можно сформулировать следующие гипотезы:

1) на участках вейниковых вырубок ельников черничных формирование растительного сообщества идет в основном под влиянием биотопических факторов. Решающими являются почвенные факторы и окружающие вырубку сообщества. Состав бывшего древостоя и состояние почвенного покрова в 1-й год после рубки играют некоторую роль в формировании структуры сообщества и выражаются в изменении доли сорных видов или видов собственно темнохвойной тайги. Кроме этого, указанные факторы в значительной степени определяют стартовые возможности доминирующих видов, указанных выше;

2) с возрастом вырубки меняется роль видов. Роль вейника лесного наиболее сильно проявляется в первые годы после рубки древостоя, полевицы тонкой — к 5-му году, а луговика извилистого и иван-чая — к 9-му году;

3) сужение диапазона варьирования переменных по 2-му фактору (возраст вырубки), вероятно, указывает на постепенное выравнивание структуры сообществ.

Применив алгоритм дисперсионного анализа для оценки влияния факторов на структуру сообщества и оценки вклада вида в варьирование сообщества по фактору, предложенный В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1977), мы получили результаты, которые отображены в таблице.

Зависимость структуры сообщества вейниковой вырубки от погоды, времени и комплекса пространственных факторов

Виды	Вклад вида в варьирование					Тип мобильности
	время		осадки	пространство		
	все ППП	5 ППП на одной вырубке		ППП без группирования	ППП сгруппированы по вырубкам	
Achillea millefolium L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
Aegopodium podagraria L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	Л
Agrostis tenuis Sibth.	0.03	0.11	0.01	**0.16**	**0.15**	Р
Alchemilla acutiloba Opiz	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
Alnus incana (L.) Moench	0.03	**0.00**	0.02	**0.13**	**0.11**	Р
Angelica sylvestris L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Р
Anthoxanthum odoratum L.	0.00	—	0.00	0.00	0.00	С
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	0.00	0.00	0.00	**0.01**	**0.01**	Р
Avenella flexuosa (L.) Drej.	0.06	0.01	0.01	**0.15**	**0.25**	Р
Betula pubescens Ehrh.	**0.10**	**0.13**	**0.16**	**0.01**	0.01	П
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	0.16	0.27	0.05	**0.10**	0.03	П
Calluna vulgaris (L.) Hull	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	В
Campanula persicifolia L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Р
Centaurea jacea L.	0.00		0.00	**0.00**	**0.00**	В
C. phrygia L.	0.00		0.00	0.00	0.00	С
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	0.32	0.12	0.28	**0.25**	**0.28**	П
Chenopodium album L.	0.00	—	—	0.00	0.00	С
Cirsium setosum (Willd.) Bess.	0.00	—	0.00	**0.00**	0.00	В
C. vulgare (Savi) Ten.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Р
Convallaria majalis L.	**0.01**	0.02	0.01	**0.00**	**0.00**	П
Daphne mezereum L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	0.00	—	0.00	**0.00**	0.00	В
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
Elymus caninus (L.) L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
Elytrigia repens (L.) Nevski	0.00	—	0.00	0.00	0.00	В
Epilobium palustre L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
Equisetum arvense L.	0.00	—	0.00	0.00	0.00	С
E. sylvaticum L.	0.00		0.00	0.00	0.00	С
Fallopia convolvulus (L.) A. Love	0.00		—	0.00	0.00	С
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	0.00		0.00	**0.00**	0.00	В
Fragaria vesca L.	**0.01**	0.00	**0.02**	**0.00**	**0.00**	Р
Galeopsis bifida Boenn.	0.01		0.00	0.00	0.00	В
Galium album Mill.	0.07	0.06	0.13	**0.04**	**0.02**	Р
Geranium sylvaticum L.	**0.01**	0.01	0.01	**0.00**	**0.00**	П
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	0.00	0.00	0.00	**0.01**	**0.01**	Р
Hieracium umbellatum L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	Л
Hypericum maculatum Crantz	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
Knautia arvensis (L.) Coult.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
Lathyrus pratensis L.	0.00		0.00	0.00	0.00	Л
Leontodon autumnalis L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt.	0.00	—		0.00	0.00	С
Leucanthemum vulgare Lam.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	Р

Виды	Вклад вида в варьирование					Тип мобильности
	время		осадки	пространство		
	все ППП	5 ППП на одной вырубке		ППП без группирования	ППП сгруппированы по вырубкам	
Linaria vulgaris Mill.	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	В
Lupinus polyphyllus Lindl.	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	В
Luzula pilosa (L.) Willd.	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	Р
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	Л
Melampyrum nemorosum L.	0.00	**0.04**	0.00	**0.00**	0.00	Р
Melica nutans L.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	В
Myosotis arvensis (L.) Hill	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
Oberna behen (L.) Ikonn.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
Orthilia secunda (L.) House	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	В
Oxalis acetosella L.	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
Padus avium Mill.	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	В
Paris quadrifolia L.	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	В
Phleum pratense L.	0.00	—	—	0.00	0.00	С
Picea abies (L.) Karst.	**0.03**	**0.05**	**0.04**	**0.00**	**0.00**	П
Pinus sylvestris L.	0.00	**0.00**	0.00	**0.00**	**0.00**	Р
Populus tremula L.	**0.07**	0.03	0.14	**0.04**	**0.07**	Р
Potentilla erecta (L.) Raeusch.	0.00	—	0.00	**0.00**	0.00	Л
Prunella vulgaris L.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	В
Ranunculus acris L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
R. repens L.	0.00	—	0.00	**0.00**	0.00	С
Rosa majalis Herrm.	0.00	—	0.00	**0.00**	0.00	В
Rubus idaeus L.	0.00	—	0.00	**0.01**	**0.01**	Р
R. saxatilis L.	0.02	0.01	0.02	**0.02**	**0.01**	П
Rumex acetosella L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
R. longifolius DC.	0.00	—	0.00	**0.00**	0.00	С
Salix caprea L.	0.02	0.06	0.03	**0.02**	**0.01**	Р
Solidago virgaurea L.	**0.01**	0.00	**0.01**	**0.00**	0.00	П
Sorbus aucuparia L.	0.01	0.00	0.01	**0.01**	**0.00**	П
Stellaria graminea L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	Р
S. media (L.) Vill.	0.00	—	0.00	0.00	**0.00**	В
Trientalis europaea L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
Trifolium pratense L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
T. repens L.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	С
Tussilago farfara L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	0.00	В
Urtica dioica L.	0.00	—	0.00	0.00	0.00	С
Vaccinium myrtillus L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Р
V. vitis-idaea L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	Р
Verbascum thapsus L.	0.00	—	0.00	0.00	0.00	С
Veronica chamaedrys L.	**0.01**	**0.06**	0.03	**0.00**	**0.00**	Р
V. officinalis L.	0.00	0.00	0.00	**0.00**	**0.00**	В
Vicia cracca L.	0.00	—	0.00	**0.00**	**0.00**	Л
V. sylvatica L.	0.00	—	0.00	0.00	0.00	В
Viola arvensis Murr.	0.00	—	—	**0.00**	0.00	С
V. canina L.	**0.00**	0.00	0.00	0.00	0.00	В
V. tricolor L.	0.00	—	—	0.00	0.00	С

Примечание. Выделение жирным шрифтом указывает на достоверность при 5 %-м уровне значимости влияния указанного фактора на обилие вида. Типы мобильности (подробнее см.: Крышень, 2003а): С — случайный, Л — локальный, В — временный, Р — распространенный, П — постоянный.

При оценке значимости временно́го фактора помимо всех ППП во все годы анализировались также данные только за 3 года (чтобы исключить флуктуационные изменения): 1-, 5- и 9-й после рубки. Также для уменьшения значимости пространственных факторов рассматривался вариант анализа структуры 5 ППП, расположенных на одной вырубке. Во всех случаях не обнаружено достоверного изменения структуры сообщества во времени. И только обилие ели и березы достоверно меняется во времени. Кроме этих видов достаточно серьезный вклад в варьирование сообщества вносят вейник лесной, луговик извилистый, но больше всех — иван-чай. То, что данными методами не было обнаружено изменения структуры сообщества во времени, противоречит результатам факторного анализа и другим наблюдениям, которые будут показаны ниже. Дело в том, что выбор ППП осуществлялся таким образом, чтобы отразить различные условия в пределах одной вырубки. Поэтому анализ по методу Ипатова—Кириковой в нашем случае дал заниженную оценку временно́му фактору и завышенную — комплексу пространственных факторов. Понимая это, все же необходимо отметить ведущую роль факторов, определяющих занос зачатков, в структуре сообщества вырубки в первые 10 лет восстановления растительности. Как видно из таблицы, оценка влияния пространственного фактора осуществлена в 2 вариантах: 1) без группирования ППП и 2) с группированием ППП по принадлежности к вырубке. Во втором случае нивелируется антропогенный фактор, заключенный в степени и способе воздействия на почву и растительность в момент рубки и восстановления леса, и тем самым усиливается значимость фактора удаленности от населенного пункта и дорог и, особенно, почвенного фактора. Из всех видов только вейник лесной обнаруживает значимую реакцию именно на антропогенный фактор, что объясняется его широкой экологической амплитудой, которая позволяет ему прекрасно существовать во всем спектре почвенных условий изученных вырубок. Фактор удаленности от дорог и населенных пунктов в данном случае не оказывает на него никакого воздействия, так как вейниковый покров развивается из особей, существовавших под пологом вырубленного леса, а занесенные виды не могут сравниться с ним в конкурентоспособности в данных условиях.

Другой вид, также широко распространенный на исследуемых вырубках, луговик извилистый, наоборот, оказался чувствительным к почвенному фактору, а не к антропогенному. Развиваясь так же, как и вейник, из вегетирующих под пологом леса особей, он успешно конкурирует с последним на бедных песчаных почвах, где и имеет более или менее высокое обилие. Из древесных пород отзывчивой на почвенный фактор является ольха, в то время как обилие березы не варьирует в пространстве, но изменяется во времени, в значительной степени определяя варьирование структуры сообщества.

Температурные колебания в период исследований были незначительными, заморозков не было, поэтому изучалось влияние суммарного количества осадков за летние месяцы (учеты проводились, как правило, в конце августа—начале сентября). По количеству осадков за летние месяцы все ППП были разбиты на 3 группы: <200 мм, 200—250 мм, >300 мм. Из всех видов только береза и ель дали результаты, свидетельствующие об их реакции на количество осадков, что объясняется, по-видимому, совпадением влияния погодного и временно́го факторов. Наиболее «мокрые» годы случились в конце наблюдений, а ель и береза с каждым годом наращивали свое присутствие.

В качестве гипотезы, сформированной по результатам дисперсионного анализа, можно предположить, что варьирование обилия видов определяется комплексом пространственных факторов (биотопом), а колебания обилия видов во времени носят закономерный характер только для древесных растений.

Обсуждение

Исследование изменения видового разнообразия растительного сообщества вырубки (Крышень, 2003а) показало динамичность происходящих процессов. Количество видов в сообществе определялось внешними факторами и оставалось высоким на протяжении всех лет исследования, при этом наблюдались достаточно серьезные изменения состава сообщества. Изучая растительность травяных сообществ, E. Maarel и M. T. Sykes (1997) предложили модель «карусели» изменения видового состава, подтвержденную затем в значительно усложненном виде и для лесных сообществ А. А. Масловым (2001). Элементы подобной «карусели», заключающиеся в периодических появлениях и исчезновениях, обнаруживаются и в нашем случае по отношению к некоторым видам. Взаимоотношения доминантов растительного покрова (Крышень, 2003б) не были постоянными и изменение обилия того или иного вида определялось комплексом факторов. Если на отдельно взятых площадках взаимоотношения видов казались четкими и определенными, то при сложении всех результатов картина «размазалась» и исход конкурентной борьбы доминантов стал не столь очевиден и временами непредсказуем. Факторный анализ показал наличие некоторых закономерностей в смене доминантов, в то время как анализ, основанный на алгоритме дисперсионного анализа, не выявил зависимостей обилий видов от возраста вырубки. Варьирование структуры сообщества в пространстве, на наш взгляд, подтверждает влияние почвенных условий, удаленности от населенных пунктов и дорог, состава бывшего насаждения и окружающих сообществ и не требует особого обсуждения (Уланова, Тощева, 1989; Борисова и др., 2000). Больший интерес вызывает изменение структуры сообщества во времени. С одной стороны, дисперсионный анализ показал, что обилие большинства видов сообщества не обнаруживает закономерных изменений во времени, видовой состав меняется хаотично, взаимоотношения доминантов растительного покрова не постоянны, а в целом сообщество, по данным факторного анализа и наблюдениям в природе, закономерно изменяется.

Происходящие процессы можно проиллюстрировать развитием сообщества на двух примыкающих друг к другу ППП, одна из которых заложена на месте сжигания порубочных остатков (рис. 2). Здесь закономерно наблюдалось значительное участие иван-чая. Постепенно в сообщество внедрялись полевица тонкая и вейник лесной, последний к 9-му году имел уже большее проективное покрытие, чем иван-чай. Постепенно происходит формирование типичного сообщества вейниковой вырубки. На вплотную примыкающей к упомянутой ППП изначально сформировалось злаковое сообщество с доминированием полевицы и вейника, который постепенно вытесняет полевицу, параллельно происходит заселение участка иван-чаем. На обеих площадках в течение 9 лет развитие шло таким образом, что происходило выравнивание долей преобладающих видов, в том числе и за счет проникновения и разрастания видов из соседних участков. За это время коренным образом отличавшиеся по составу и строению ППП приобрели сходный облик. Таким образом, приведенная иллюстрация процессов противоречит некоторым гипотезам, выдвинутым по результатам факторного анализа: вейник наращивал свое влияние с годами, а степень участия в формировании сообщества иван-чая зависела от начального состава сообщества. Там, где иван-чай преобладал в первые годы, его участие снижалось, и, наоборот, оно увеличивалось там, где изначально было незначительным.

Хорошей иллюстрацией развития растительного сообщества на вейниковой вырубке могут также служить описания двух ППП, расположенных в 20 м друг

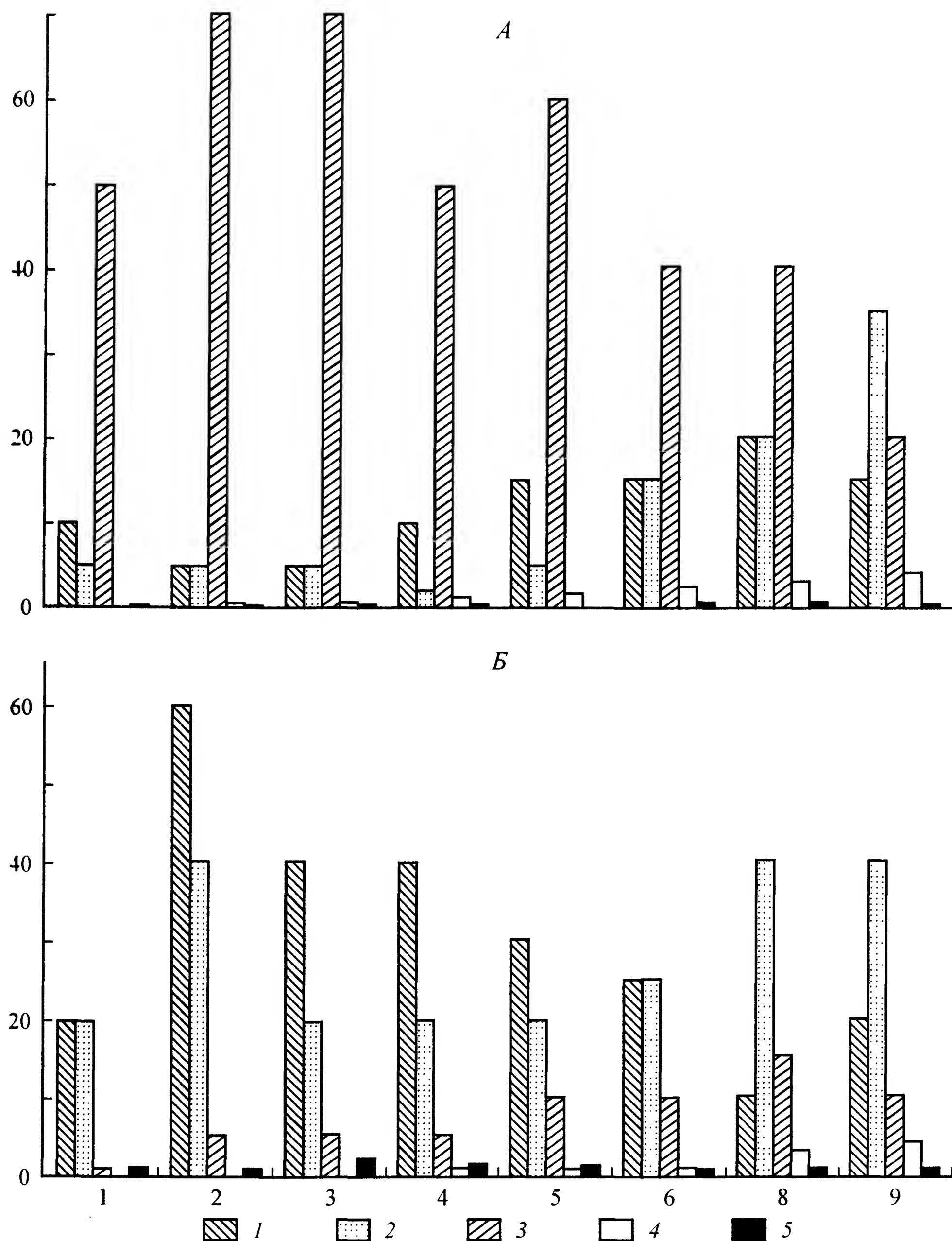


Рис. 2. Изменение проективного покрытия доминантов и групп видов на примыкающих вплотную друг к другу ППП.

А — ППП расположена на месте сжигания порубочных остатков; *Б* — растительный покров на ППП развивался без воздействия огня. По оси абсцисс — возраст вырубки, лет; по оси ординат проективное покрытие, %. Виды: *1* — полевица тонкая, *2* — вейник лесной, *3* — иван-чай, *4* — древесные, *5* — другие.

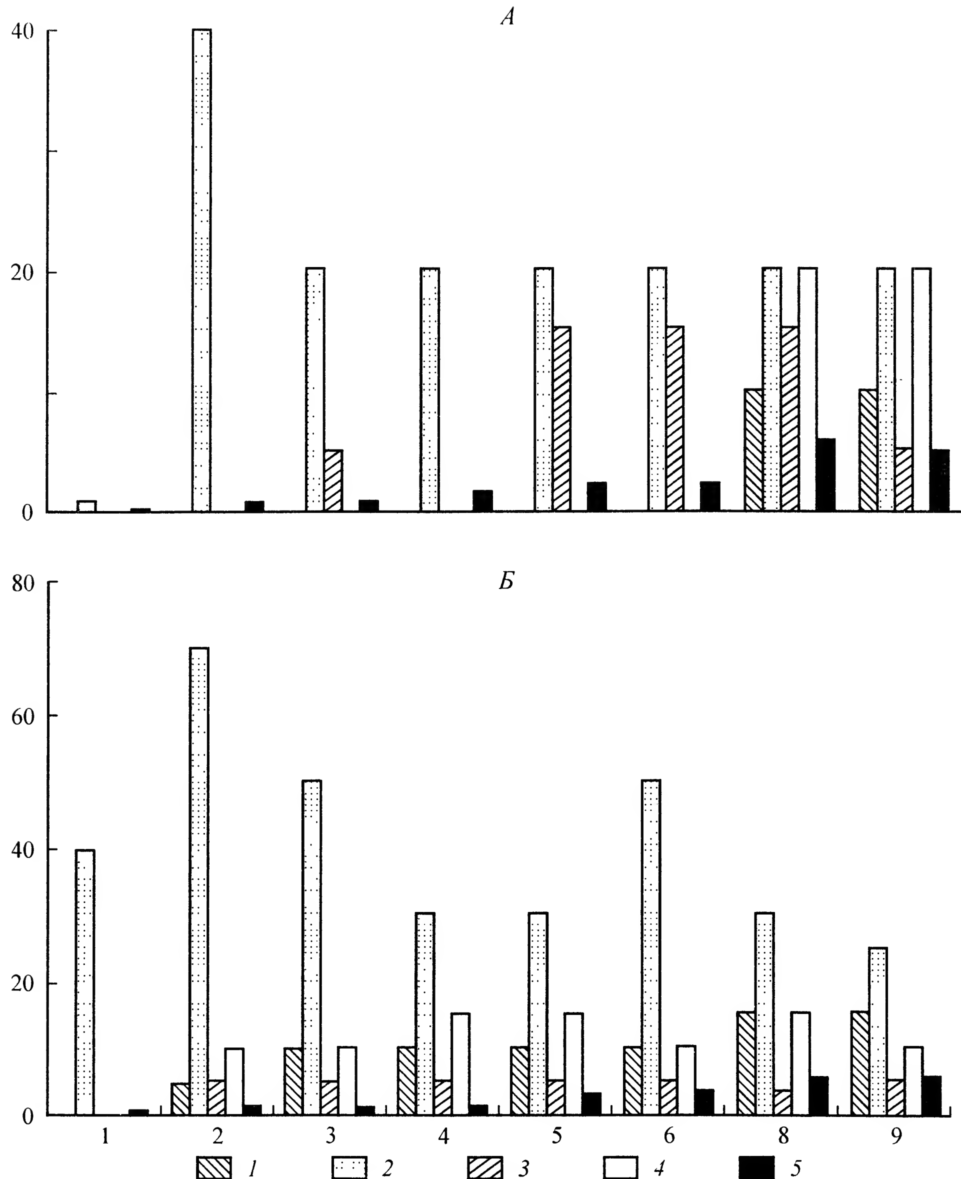


Рис. 3. Изменение проективного покрытия доминантов и групп видов на расположенных в 20 м друг от друга ППП.

А — ППП заложена на месте разворота лесозаготовительной техники, почвенный покров сильно нарушен; *Б* — ППП заложена на участке с относительно хорошо сохранившимся почвенным покровом. По оси абсцисс — возраст вырубки, лет; по оси ординат — проективное покрытие, %. Виды: *1* — полевица тонкая, *2* — вейник лесной, *3* — иван-чай, *4* — луговик извилистый, *5* — древесные.

от друга и отличающихся сохранностью почвенного покрова. Одна ППП заложена на месте разворота лесозаготовительной техники: здесь наблюдались значительные повреждения почвенного покрова, что замедляло развитие растительности (рис. 3). Вторая была с хорошо сохранившимся почвенным покровом. В целом зарастание обеих ППП происходило по одному сценарию. В первые годы отмечалось

абсолютное преобладание вейника, далее — распространение на вырубку и разрастание полевицы, иван-чая и в последние годы — древесных растений. Количество видов при этом увеличилось вдвое, но суммарное покрытие травянистых видов без указанных выше доминантов не превышало 5 %, поэтому на рис. 3 не отражено их участие. Эти 2 примера (рис. 2, 3) выбраны не случайно — приведены изменения двух изначально наиболее контрастных ППП в пределах одной вырубки, в других случаях выравнивание условий происходило еще быстрее. Таким образом, независимо от первоначальных условий и соотношения видов, на вейниковых вырубках формируются сообщества, как правило, с 2—3 наиболее продуктивными в конкретных условиях доминирующими видами. Как правило, к доминантам можно отнести вейник лесной и иван-чай на всех площадях и, в зависимости от почвенных условий, полевицу тонкую или луговик извилистый. Позже к ним присоединяются древесные растения. С механистической точки зрения, представляющей фитоценоз как простую систему взаимодействующих объектов, подобные процессы не поддаются объяснению. Но если допустить, что в результате объединения и совместной жизнедеятельности растений происходит образование нового качества — сообщества (добавить социальный аспект), то целесообразность наличия нескольких высокопродуктивных с широкой экологической амплитудой доминантов становится очевидной. Поскольку формирование и развитие сообщества проходят под одновременным влиянием множества факторов, именно такая его организация способствует максимальной реализации ресурсов изменяющейся среды, так как имеет более широкие пределы высокопродуктивного существования. Таким образом, не подтвердилась гипотеза о предопределенном снижении или возрастании с возрастом вырубки обилий отдельных доминирующих видов. Результаты факторного анализа в данном случае за закономерное выдали наиболее распространенное развитие сообщества (вырубки с доминированием вейника в первые годы преобладали). Закономерным же на исследованных участках можно считать выравнивание обилий нескольких видов, способных к доминированию в этих условиях. Все исследуемые вырубки приходили к состоянию доминирования 2—3, а позже, когда к доминантам присоединялись древесные виды, — 3—4 видов.

Несмотря на то что дисперсионный анализ не подтвердил закономерных изменений видов во времени, мы на основании всех представленных (Крышень, 2003а, б) данных выделяем 2—3 стадии сукцессии даже в такой кратковременный (10-летний) период развития сообщества. 1-я стадия сукцессии непродолжительна (1—2 года) и характеризуется большим количеством свободного пространства, разнообразием элементарных местообитаний, отсутствием острой конкурентной борьбы между заселяющими вырубку растениями. 2-я стадия начинается с момента появления одного или нескольких явных доминантов, заселивших бóльшую часть пространства вырубки. В это время именно они определяют структуру сообщества и создают характерный облик вырубки. Под их влиянием происходит выравнивание условий среды. 3-я стадия начинается с момента выхода возобновления древесных пород из пространства травяного яруса. В исследованных условиях на большинстве ППП этот момент наступил на 6-й год развития растительности после рубки. Особо необходимо отметить, что в данном случае не имеются в виду редкий подрост и единичные растения рябины и ивы, оставленные лесозаготовителями. Они в значительной степени влияют на разнообразие вырубки в целом, создавая укрытия для лесных и луговых видов, препятствуя развитию крупных злаков, но не следует их учитывать при обсуждении стадий сукцессии. 3-я стадия характеризуется усилением влияния древесных пород, ведущим к перестройке всего сообщества — ослаблению влияния злаков и иван-чая, увеличению обилия разнотравья

и началу постепенного восстановления участия в сложении сообщества таежных видов. Часто 2-я и 3-я стадии не различаются. Это происходит, когда в составе бывшего насаждения присутствовала осина. Ее обильная поросль, обладая высокой жизненной энергией, с первых лет способна конкурировать со злаками и иван-чаем, и она значительно раньше выходит из пространства травяного яруса.

Заключение

Вырубка — это кратковременный и очень динамичный этап развития растительного сообщества от момента рубки древостоя до стадии сомкнутого молодняка. Как в предшествующем ей, так и в последующих лесных этапах растительное сообщество характеризуется наличием мощных древесных эдификаторов, в какой-то степени сглаживающих влияние экотопических факторов и создающих свою мозаику напочвенного покрова. Отличаясь от лесных сообществ отсутствием древесных эдификаторов, сообщество вырубки в то же время отличается и от луга во многом их остаточным влиянием.

Видовое разнообразие в первые годы после рубки древостоя резко возрастает за счет заноса зачатков растений, которые имеют высокие шансы укорениться благодаря снятию давления деревьев и образованию разнообразных элементарных местообитаний, возникших в результате механизированных рубок, а затем и посадок леса. Некоторые из занесенных видов в дальнейшем не исчезают, а продолжают существовать в угнетенном состоянии или в состоянии зачатков, переживая неблагоприятные условия, периодически появляясь и создавая эффект «карусели». При рассмотрении отдельных процессов формирования сообщества вырубки (видовой состав, взаимоотношения растений) их изменчивость создает впечатление хаотичности происходящего, что подтверждается результатами применения различных математических методов, позволяющих выдвигать гипотезы, носящие часто противоположный характер. Растительное сообщество вейниковой вырубки тем не менее закономерным образом проходит через определенные стадии развития, формируя структуру, позволяющую ему наиболее продуктивно в данных условиях использовать ресурсы среды для обеспечения своего развития. Все это указывает на то, что растительное сообщество — это не простая совокупность растений; совместное их произрастание и множественные связи друг с другом и средой образуют новое качество. Процессы формирования растительного сообщества, таким образом, не могут рассматриваться и моделироваться исходя только из целесообразности поведения отдельно взятых растений или популяций и в отрыве сообщества от его позиции в пространстве и во времени. Соседние сообщества и антропогенные местообитания в значительной степени определяют видовой состав и облик вырубки на начальных этапах зарастания, а сукцессионный ряд достаточно жестко задает направление развития и ограничивает амплитуду колебаний состояний растительного сообщества, притом что состав видов и их взаимоотношения разнообразны и не всегда предсказуемы.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-48467).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова О. В., Уланова Н. Г., Демидова А. Н. Формирование растительности сплошных вырубок Крестецкого района Новгородской области // Исследования на охраняемых природных территориях Северо-Запада России. Великий Новгород, 2000. С. 223—229.

Василевич В. И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1—15.

Иберла К. Факторный анализ. М., 1980. 398 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Самоблагоприятствование в растительных сообществах // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 14—21.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Крышень А. М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 4. С. 48—61.

Крышень А. М. Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки в Южной Карелии. 2. Взаимоотношения доминантов // Бот. журн. 2003б. Т. 88. № 12. С. 92—102.

Маслов А. А. Пространственно-временная динамика популяций растений: новый подход к изучению механизмов сукцессии // Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методология, методы и способы обработки материалов. Петрозаводск, 2001. С. 129—130.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. М., 2000. 264 с.

Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921. 346 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 296 с.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 334 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды. Л., 1972. Т. 1. 418 с.

Уланова Н. Г., Тощева Г. П. Связь растительности микрогруппировок вейниковой вырубки с почвами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 73—84.

Харин В. Н. Факторный анализ (подход с использованием ЭВМ). Методическое пособие. Петрозаводск, 1992. 191 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Connell J. H., Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // American Naturalist. 1977. Vol. 111. N 982. P. 1119—1144.

Maarel E. van der, Sykes M. T. Rates of small-scale species mobility in alvar limestone grassland // J. Vegetation Science. 1997. Vol. 8. P. 199—208.

SUMMARY

The paper concludes the series of publications «Structure and dynamics of small-reed clear-cutting community» and summarizes the data given in the first two parts, which deal with the species composition dynamics and plant interactions. It also discusses the mechanisms forming the community structure. The clear-cutting is a short and very dynamic phase in the development of a plant community from the felling moment to the closing of the young stand canopy. When we consider individual processes in the formation of the plant community in the clear-cutting (species composition, plant interactions), their variability and unpredictability produces an impression of something chaotic. This impression is however confirmed by the results yielded by the application of various mathematical methods, which assumptions are often contradictory. Nonetheless, the plant community of small-reed dominated clear-cuttings passes certain regular stages in its development to achieve a structure allowing it to utilize most efficiently the resources available and ensure its progress. This proves that the process of the plant community formation cannot be studied or modelled only on the basis of the rationale of individual or population behaviour, disconnecting the community from its position in space (in a system formed together with adjacent communities) and time (in the succession series).

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29

© М. П. Журбенко[1], Т. М. Харпухаева[2]

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ИЗ БУРЯТИИ (ПРИБАЙКАЛЬЕ)

M. P. ZHURBENKO, T. M. KHARPUKHAEVA. NEW AND RARE LICHEN SPECIES FROM BURYATIA (BAIKAL LAKE REGION)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: zhurb@MZ3838.spb.edu
[2] Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс (3012) 33-01-34
E-mail: kharpukh@biol.bsc.buryatia.ru
Поступила 17.12.2002
Окончательный вариант получен 24.04.2003

Приведены данные о 18 видах лишайников, 5 из которых (*Bryonora rhyparíza*, *Gypsoplaca macrophylla*, *Pertusaria christae*, *Psora luridella*, *P. vallesiaca*) являются новыми для Южной Сибири и 8 (*Myxobilimbia lobulata*, *Pertusaria bryontha*, *P. panyrga*, *Placolecanora baicalensis*, *P. crustacea*, *Psora elenkinii*, *P. testacea*, *Rinodina roscida*) — новыми для Бурятии.
Ключевые слова: флористические находки, лишайники, Бурятия, Байкальская Сибирь.

Основой для данной работы послужила коллекция лишайников, собранная Т. М. Харпухаевой из Джергинского заповедника, расположенного на востоке Республики Бурятия. Публикуемые виды лишайников определены М. П. Журбенко. Им же собраны и определены дополнительные материалы из Баргузинской долины, а также с хребтов Улан-Бургасы и Хамар-Дабан.

Территория Республики Бурятия значительно приподнята над уровнем моря, диапазон высот колеблется от 456 м (уровень оз. Байкал) до 3491 м (вершина горы Мунку-Сардык). Бóльшая часть республики занята горами, равнинные поверхности встречаются лишь в тектонических впадинах и в долинах больших рек. Основной район исследований — Джергинский заповедник — расположен в верховьях р. Баргузин, на стыке Баргузинского, Икатского и Южно-Муйского хребтов. Высшая точка заповедника — вершина горы Мойл — расположена на высоте 2161 м. Баргузинская котловина, расположенная на гипсометрической отметке около 500 м, вклинивается в территорию заповедника своим северным окончанием. Для нее характерны лесные, луговые и степные ландшафты. В средне- и низкогорьях заповедника преобладают горно-таежные светлохвойные лиственнично-сосновые леса с примесью березы и осины, в высокогорьях развиты горные тундры и альпийские лужайки, перемежающиеся со скальниками и курумами. Климат заповедника континентальный, с большими годовыми и суточными колебаниями температуры воздуха. Средняя температура воздуха варьирует по высотному профилю в январе в диапазоне –20—28 °C, в июле — +8—15 °C (Атлас..., 2000).

Морфология и анатомия лишайников изучались стандартными микроскопическими методами. Материал передан для хранения в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в С.-Петербурге (LE), Граца (GZU), Хельсинки (H) и Мюнхена (M).

Виды, новые для Южной Сибири, отмечены значками «**», новые для Бурятии — «*».

Boreoplaca ultrafrigida Timdal

Хр. Улан-Бургасы, 20 км к северу от Улан-Удэ, 51°55′ с. ш., 107°50′ в. д., выс. 1300 м, в открытых крупнокаменистых россыпях на склоне горы среди хвойного леса, на камнях, рассеянно, 22 VIII 2002, М. Журбенко № 024. — Джергинский заповедник, Икатский хр., верхнее течение р. Баргузин, долина р. Джирга в окр. кордона Джирга, 54°11′53″ с. ш., 111°22′00′ в. д., выс. 730 м, на скалах в сосновом лесу на склоне горы, 21 VI 1998, Т. Харпухаева; там же, Южно-Муйский хр., окр. оз. Балан-Тамур, 55°15′47″ с. ш., 111°42′02″ в. д., выс. 1900 м, на камнях в лиственничнике, 19 VII 2000, Т. Харпухаева.

B. ultrafrigida был описан из высокогорий Якутии — горной тундры хр. Черского, что и нашло отражение в его видовом эпитете (Timdal, 1994), однако впоследствии выяснилось, что вид также характерен для каменных россыпей горно-таежного пояса. Ранее найден в Якутии (хр. Черского), Приморском крае (Лазовский заповедник), в Бурятии — голец Сохор на хр. Хамар-Дабан, хр. Хамбин (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998; Журбенко, 2003), хр. Улан-Бургасы (Будаева, Харпухаева, 2003).

Bryonora castanea (Hepp) Poelt

Джергинский заповедник, Икатский хр., верхнее течение р. Баргузин, гора Моил, 55°04′52″ с. ш., 111°30′30″ в. д., выс. 1800 м, в дриадово-лишайниковой горной тундре, на дернинке мха, 12 VII 2002, Т. Харпухаева.

Этот аркто-альпийский вид обычен в Арктике. В Южной Сибири он найден в высокогорьях Зап. и Вост. Саяна, Алтая (Седельникова, 1990, 2001; Артемов и др., 2001) и Бурятии (устное сообщение Г. П. Урбанавичюса). Он также отмечался в Якутии (хр. Сунтар-Хаята) (Порядина, 2001) и в Монголии (Хангай) (Бязров, Пийн, 1987; Бязров и др., 1989).

***Bryonora rhypariza* (Nyl.) Poelt

Джергинский заповедник, Южно-Муйский хр., окр. оз. Балан-Тамур, 55°15′47″ с. ш., 111°42′02″ в. д., выс. 1900 м, в лиственничнике, на мелкоземе поверх камня, 3 VII 2001, Т. Харпухаева.

Вид был известен в России с плато Путорана (север Красноярского края) (Журбенко, 1992) из Республики Саха (Якутия) и Магаданской обл. (Журбенко, 2003).

Dendriscocaulon umhausense (Auersw.) Degel.

Джергинский заповедник, Икатский хр., верхнее течение р. Баргузин, гора Моил, 55°05′24″ с. ш., 111°32′30″ в. д., выс. 850 м, в лиственничнике у ручья, на ветви *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, 11 VII 2002, Т. Харпухаева.

D. umhausense включен в Красную книгу Республики Бурятия (2002), на территории которой он известен с хребтов Северо-Муйский и Хамар-Дабан (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998). На территории России *D. umhausense* встречается также на Зап. и Вост. Саяне (Седельникова, 2001), Алтае (Катунский хр.) (Артемов и др., 2001), Байкальском хр. (Иркутская обл.) (Макрый, 1990). Кроме того, он был собран Т. Н. Отнюковой 15 VIII 1997 на сухой замшелой гниющей лиственничной колодине в разнотравном лиственничнике в окр. кордона Красный Камень заповедника Азас, 52°24′ с. ш., 96°35′ в. д., выс. 950 м, расположенного на южном берегу

оз. Азас в Тоджинской котловине Республики Тува (образец хранится в Институте Леса им. В. Н. Сукачева СО РАН в Красноярске). М. П. Журбенко наблюдал также этот вид в Печоро-Илычском заповеднике на Сев. Урале (смешанный лес в окр. кордона Собинская, 62°02′ с. ш., 58°05′ в. д., выс. 180 м).

**Gypsoplaca macrophylla* (Zahlbr.) Timdal (=*Squamarina pamirica* Golubk.).

Джергинский заповедник, Икатский хр., верхнее течение р. Баргузин, окр. источника Мэгдельгун, 55°10′32″ с. ш., 111°06′00″ в. д., выс. 780 м, на скальных выходах среди сосново-лиственничного леса на склоне горы, на камне, 6 VII 2000, Т. Харпухаева; там же, дол. р. Ковыли, 55°07′18″ с. ш., 111°28′00″ в. д., выс. 930 м, на мелкоземе поверх замшелой скалы в лиственничнике, 9 VII 2002, Т. Харпухаева; там же, верховья р. Аматхан, 55°11′53″ с. ш., 111°22′00″ в. д., выс. 1440 м, на мелкоземе на скалах, 30 VI 2000, Т. Харпухаева.

Вид, описанный с высокогорий провинции Юньнань в Китае (Zahlbruckner, 1930), был известен в России из Якутии (хр. Черского в среднем течении р. Индигирки) (Журбенко, 2003) и с п-ова Таймыр (горы Бырранга) как «*Gypsoplaca* sp.» (Zhurbenko, 1996). В Азии *G. macrophylla* известна, помимо России и Китая (см. также: Timdal, 1990b; Wei, 1991), с Памира, где она является одним из напочвенных доминантов (Голубкова, 1971) из Киргизии (Тянь-Шань) (Байбулатова, 1988; Голубкова, 1994; образцы Л. И. Бредкиной (nos. 617, 628, 664, 985, 1023, 1025, 1035, 2978, 3077), определенные М. П. Журбенко и переданные в Гербарий БИН (LE)) и Монголии (Голубкова, 1981).

**Myxobilimbia lobulata* (Sommerf.) Hafellner (=*Mycobilimbia lobulata* (Sommerf.) Hafellner, *Toninia lobulata* (Sommerf.) Lynge).

Джергинский заповедник, Икатский хр., верховье р. Аматхан в верховьях р. Баргузин, 55°11′53″ с. ш., 111°22′00″ в. д., выс. 1440 м, на мелкоземе на скалах, 30 VI 2000, Т. Харпухаева.

M. lobulata — аркто-альпийский вид, нередкий в Арктике на выходах грунта. В высокогорьях Южной Сибири он известен с Алтая, Кузнецкого нагорья и нагорья Сангилен в Туве (Седельникова, 1985, 1990). Он также был найден в Киргизии (Тянь-Шань) (Байбулатова, 1988) и Монголии (Голубкова, 1981; Бязров и др., 1989).

Omphalina hudsoniana (H. S. Jenn.) H. E. Bigelow (=*Coriscium viride* (Ach.) Vain.)

Хр. Хамар-Дабан, 8 км вверх по течению р. Большой Мамай от берега Байкала, 51°26′14″ с. ш., 104°47′21″ в. д., выс. 750 м, на гнилой замшелой колодине в смешанном лесу, 4 IX 2002, М. Журбенко № 029.

Данный вид включен в Красные книги РСФСР (1988) и Республики Бурятия (2002). В Бурятии отмечен на северном макросклоне Хамар-Дабана, где он достаточно обычен (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998), а также на Тункинском хр. (Красная книга Республики Бурятия, 2002). В России *Omphalina hudsoniana* известна также из Мурманской обл. и Карелии (Домбровская, 1970; Красная книга РСФСР, 1988), Зап. Сибири (в среднем течении Оби) (Красная книга РСФСР, 1988), Алтая (Седельникова, 1990), Приморского края (Сихотэ-Алинь), Камчатки (Микулин, 1990) и из Арктики (Пийн, 1984; Куваев и др., 1994; Zhurbenko, 1992; Andreev et al., 1996).

**Pertusaria bryontha* (Ach.) Nyl.

Джергинский заповедник, Икатский хр., гора Моил, 55°04′52″ с. ш., 111°30′30″ в. д., на растительных остатках в дриадово-моховой горной тундре, 12 VII 2002, Т. Харпухаева.

Вид широко распространен в Арктике, в горных тундрах Южной Сибири известен с нагорья Сангилен (Седельникова, 1985) и из Иркутской обл. (Макаревич, 1971).

***Pertusaria christae* Dibben et Poelt

Джергинский заповедник, Икатский хр., водораздел между реками Верхняя Ципа, Левые Ковыли и Джирга, 55°00′02″ с. ш., 111°37′30″ в. д., выс. 2000 м, на растительных остатках в кустарничково-осоковой горной тундре, 16 VII 2002, Т. Харпухаева.

Вид известен в России также с плато Путорана на севере Красноярского края (Журбенко, 2000).

**Pertusaria panyrga* (Ach.) A. Massal.

Джергинский заповедник, Икатский хр., водораздел между реками Верхняя Ципа, Левые Ковыли и Джирга, 55°00′02″ с. ш., 111°37′30″ в. д., выс. 2000 м, на растительных остатках в лишайниковой горной тундре, 16 VII 2002, Т. Харпухаева.

Этот вид обычен в Арктике. В высокогорьях Южной Сибири известен с Зап. и Вост. Саяна, нагорья Сангилен, Алтая и Кузнецкого нагорья (Седельникова, 1985, 1990, 2001; Артемов и др., 2001; Давыдов, 2001) и Байкальского хр. (Макрый, 1990); отмечен в Монголии (Голубкова, 1981).

**Placolecanora baicalensis* (Zahlbr.) Kopacz., (=*Lecanora baicalensis* Zahlbr.).

Баргузинская долина, предгорья Икатского хр., 2 км к северо-западу от пос. Юбилейный по левому берегу р. Ина, 53°44′37″ с. ш., 110°12′15″ в. д., выс. 500 м, на гранитоидном валуне в степи, 29 VIII 2002, М. Журбенко № 0210.

P. baicalensis описана из Южной Сибири (Агинский Бурятский автономный округ Читинской обл., бассейн р. Ага, около 150 км к юго-востоку от Читы, в степи на камне; Zahlbruckner, 1909 : 86). Впоследствии найдена на Зап. и Вост. Саяне, Салаирском кряже (Седельникова, 1993, 2001) и Зап. Алтае (Давыдов, 2001). Этот азиатский вид также известен из Афганистана, Киргизии, Узбекистана, Казахстана, Монголии, Пакистана, Непала и Китая (Копачевская, 1971; Голубкова, 1981; Байбулатова, 1988; образцы в гербарии Университета г. Грац, Австрия — GZU).

**Placolecanora crustacea* (Savicz) Kopacz. (=*Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr., *Squamarina crustacea* Savicz).

Хр. Улан-Бургасы, 20 км сев. от Улан-Удэ, 51°55′ с. ш., 107°50′ в. д., выс. 1300 м, в открытых крупнокаменистых россыпях на склоне горы среди хвойного леса, на камнях, 22 VIII 2002, М. Журбенко № 026. — Баргузинский хр., окр. источника Кучигер, 54°54′36″ с. ш., 110°59′00″ в. д., выс. 900 м, на скалах в сосновом лесу на вершине горы, 21 IX 2001, Т. Харпухаева.

В Южной Сибири этот вид был известен с Зап. Саяна, нагорья Сангилен (Седельникова, 1985, 2001) и Зап. Алтая (Давыдов, 2001). В России он также приводился с Приволжской возвышенности (Шустов, 2002), Полярного Урала (Журбенко, 1999), плато Путорана (Журбенко, 2000) и Камчатки (Копачевская, 1971; Микулин, 1999). Отмечался в Киргизии (Центральный Тянь-Шань) (Байбулатова, 1988) и Монголии (Голубкова, 1981).

**Psora elenkinii* Rass.

Джергинский заповедник, Икатский хр., верховье р. Аматхан, 55°11′53″ с. ш., 111°22′00″ в. д., выс. 1100 м, на мелкоземе на останцовой скале, 30 VI 2000, Т. Харпухаева; там же, среднее течение р. Аматхан, 55°10′49″ с. ш., 111°15′00″ в. д., выс. 810 м, разнотравно-овсяницевая степь на склоне горы, на выходах горных пород, 3 VII 2000, Т. Харпухаева.

Вид описан из Прибайкалья (Schneider, 1979); известен в России также с Сев. Урала (верховья Печоры; неопубликованные данные М. П. Журбенко), нагорья Сангилен (Седельникова, 1985), Якутии (Ленские столбы и хр. Черского)

(Журбенко, 2003) и Чукотки (неопубликованные данные М. П. Журбенко). Кроме того, в гербарии Московского университета (MW) был обнаружен и определен М. П. Журбенко образец этого вида, собранный А. К. Носковым в 1928 г. на сев. склоне горы Каратау около с. Ахуново в Башкирии.

**Psora luridella* (Tuck.) Fink

Джергинский заповедник, Икатский хр., долина р. Джирга, окр. кордона Джирга, 54°54′36″ с. ш., 111°06′00″ в. д., выс. 830 м, склон горы, на мелкоземе поверх камня, 16 VI 1998, Т. Харпухаева.

Вид был ранее известен в России только из Якутии (хр. Черского в среднем течении р. Индигирки) (Журбенко, 2003).

**Psora testacea* (Hoffm.) Ach., (=*Chrysopsora testacea* (Hoffm.) M. Choisy)

Джергинский заповедник, Икатский хр., долина р. Ковыли, 55°07′18″ с. ш., 111°17′30″ в. д., выс. 900 м, убур, на камне в каменной россыпи, 10 VII 2000, Т. Харпухаева.

Вид был известен в России с Зап. и Вост. Саяна, Салаирского кряжа, Алтая, Кузнецкого нагорья (Седельникова, 1990, 1993, 2001; Артемов и др., 2001) и нагорья Сангилен (Седельникова, 1985). Он был также отмечен в Монголии на Хангае (Голубкова, 1981).

***Psora vallesiaca* (Schaerer) Timdal

Джергинский заповедник, Икатский хр., верховье р. Аматхан, 55°11′53″ с. ш., 111°22′00″ в. в., выс. 1100 м, на мелкоземе на останцовой скале, 30 VI 2000, Т. Харпухаева; там же, среднее течение р. Аматхан, 55°10′49″ с. ш., 111°15′00″ в. д., выс. 810 м, на мелкоземе поверх камня в разнотравно-овсяницевой степи на склоне горы, 3 VII 2000; там же, левый берег р. Баргузин напротив о. Умхей, 54°58′39″ с. ш., 111°06′00″ в. д., выс. 770 м, на мелкоземе на скалах, 29 VI 2001, она же; там же, долина р. Ковыли, 55°07′18″ с. ш., 111°28′00″ в. д., выс. 930 м, в скальнике на склоне сопки у реки, на мелкоземе, 9 VII 2002, она же; там же, выс. 900 м, убур по борту долины р. Ковыли, на мелкоземе на камне в каменной россыпи, 10 VII 2000, Т. Харпухаева.

Вид был ранее известен в России только из Якутии (хр. Черского в среднем течении р. Индигирки) (Журбенко, 2003).

**Rinodina roscida* (Sommerf.) Arnold

Джергинский заповедник, Икатский хр., водораздел между реками Верхняя Ципа, Левые Ковыли и Джирга, 55°00′02″ с. ш., 111°37′30″ в. д., выс. 2000 м, на растительных остатках в осочково-лишайниковой горной тундре, 16 VII 2002, Т. Харпухаева.

Этот обычный в Арктике вид отмечался в высокогорьях Южной Сибири только с Саяна (Седельникова, 2001).

Toninia tristis (Th. Fr.) Th. Fr. subsp. *asiae-centralis* (H. Magn.) Timdal (=*Lecidea asiae-centralis* H. Magn., *Psora asiae-centralis* (H. Magn.) Golubk.).

Джергинский заповедник, Икатский хр., левый берег р. Баргузин напротив о-ва Умхей, 54°58′39″ с. ш., 111°06′00″ в. д., выс. 770 м, на мелкоземе на скалах, 29 VI 2001, Т. Харпухаева.

Этот подвид является наиболее обычным и широко распространенным во всей Центральной Азии (Timdal, 1990a). Вероятно, большинство находок *Toninia tristis* s. l. в Южной Сибири — Зап. и Вост. Саяны, Алтай, Кузнецкое Алатау (Седельникова, 1990, 2001; Давыдов, 2001; Артемов и др., 2001), нагорье Сангилен (Се-

дельникова, 1985), Байкальский хр. (Макрый, 1990) — относится к этому подвиду. В Бурятии, однако, до сих пор был известен только другой подвид этого вида — subsp. *scholanderi* (Lynge) Timdal (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998).

Благодарности

Авторы благодарны Г. П. Урбанавичюсу за ценные советы при написании настоящей статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49400).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемов И. А., Королюк А. Ю., Седельникова Н. В. и др. Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай). Новосибирск, 2001. 316 с.

Атлас Республики Бурятия / Под ред. А. Б. Иметхенова. М.: ФСГКР, 2000. 48 с.

Байбулатова Н. Э. Лишайники бассейна реки Сары-Джаз (Центральный Тянь-Шань) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 349—354.

Будаева С. Э., Харпухаева Т. М. Новые находки лишайников в Бурятии // Бот. журн. Т. 88. № 12. С. 91—93.

Бязров Л. Г., Пийн Т. Х. Дополнение к флоре лишайников Хангая. II. *Bryonora* — новый род в лихенофлоре Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 128—129.

Бязров Л. Г., Ганболд Э., Губанов И. А., Улзийхутаг Н. Флора Хангая. Л., 1989. 191 с.

Голубкова Н. С. Новые и интересные виды лишайников холодных пустынь высокогорий Восточного Памира // Новости систематики низших растений. Л., 1971. Т. 8. С. 231—243.

Голубкова Н. С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.

Голубкова Н. С. Gypsoplaca macrophylla (*Gypsoplacaceae*, *Lichenes*) во флоре Средней Азии и Монголии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 63—65.

Давыдов Е. А. Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия) // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 35. С. 140—161.

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л., 1970. 117 с.

Журбенко М. П. Новые и редкие виды лишайников с северо-запада плато Путорана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 108—114.

Журбенко М. П. Лишайники Полярного Урала в долине р. Собь // Новости систематики низших растений. СПб., 1999. Т. 33. С. 120—130.

Журбенко М. П. Лишайники и лихенофильные грибы Путоранского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 89. 55 с.

Журбенко М. П. Новые и редкие виды лишайников из Республики Саха-Якутия и Магаданской области России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 111—118.

Копачевская Е. Г. Placolecanora // В книге: Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые / Под ред. И. И. Абрамова, М. Ф. Макаревич. Л., 1971. С. 219—238.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2-е изд., пераб. и доп. / Под ред. Т. Г. Бойкова и др. Новосибирск, 2002. 340 с.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Гудошников С. В. и др. Растительный покров острова Сибирякова. М., 1994. 138 с.

Макаревич М. Ф. Сем. *Pertusariaceae* // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые / Под ред. И. И. Абрамова, М. Ф. Макаревич. Л., 1971. С. 7—70.

Макрый Т. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 200 с.

Микулин А. Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток, 1990. 128 с.

Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды / Под ред. Ю. Л. Мартина. Таллин, 1984. С. 134—172.

Порядина Л. Н. Лишайники заказника «Сунтар-Хаята» (Якутия) // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 34. С. 167—176.

Седельникова Н. В. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 174 с.
Седельникова Н. В. Лишайники // Флора Салаирского кряжа / Под ред. Н. Н. Лащинской. Новосибирск, 1993. С. 33—78.
Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.
Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники Байкальского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1998. Вып. 68. 55 с.
Шустов М. В. Лишайники Приволжской возвышенности // Новости систематики низших растений. СПб., 2002. Т. 36. С. 185—203.
Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.
Schneider G. Die Flechtengattung *Psora* sensu Zahlbruckner // Biblioth. Lichenol. 1979. Bd 13. 291 S.
Timdal E. A monograph of the genus *Toninia* (*Lecideaceae, Ascomycetes*) // Opera Bot. 1990a. N 110. P. 1—137.
Timdal E. Gypsoplacaceae and *Gypsoplaca*, a new family and genus of squamiform lichens // Biblioth. Lichenol. 1990b. Vol. 38. P. 419—427.
Timdal E. Boreoplaca ultrafrigida, a new lichen genus and species from continental Siberia // Mycotaxon. 1994. Vol. 51. P. 503—508.
Wei Jiang-chun. An enumeration of lichens in China. Beijing. 1991. 278 p.
Zahlbruckner A. Transbaikalische Lichenen // Труды Троицкосавско-Кехтинского отделения Приамурского отдела Русского Географического общества. 1909. Т. 12. Вып. 1—2. С. 73—95.
Zahlbruckner A. Lichenes // Symbolae sinicae / Ed. by H. von Handel-Mazetti. Wien, 1930. P. 1—254.
Zhurbenko M. P. Lichens from the coast of Eniseiskii Gulf, W. Taimyr. Siberia // Graphis Scripta. 1992. Vol. 4. N 1. P. 1—4.
Zhurbenko M. P. Lichens and lichenicolous fungi of the northern Krasnoyarsk Territory, Central Siberia // Mycotaxon. 1996. Vol. 58. P. 185—232.

SUMMARY

18 lichen species are reported from Buryatia Republic (Baikal Region). *Bryonora rhyparia*, *Gypsoplaca macrophylla*, *Pertusaria christae*, *Psora luridella* and *P. vallesiaca* are new to the Southern Siberia. *Myxobilimbia lobulata*, *Pertusaria bryontha*, *P. panyrga*, *Placolecanora baicalensis*, *P. crustacea*, *Psora elenkinii*, *P. testacea* and *Rinodina roscida* are new to Buryatia.

УДК 561.4 : 551.782.12 (571.63) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© Б. И. Павлюткин

ROSACEAE В СРЕДНЕМИОЦЕНОВОЙ ХАНКАЙСКОЙ ФЛОРЕ ПРИМОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

B. I. PAVLYUTKIN. *ROSACEAE* IN THE MID-MIOCENE KHANKA FLORA OF PRIMORYE (RUSSIAN FAR EAST)

Дальневосточный геологический институт РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)317847
E-mail: fegi@online.marine.su
Поступила 18.04.2003
Окончательный вариант получен 23.07.2003

Дана оценка роли розоцветных (*Rosaceae*) в третичных древесно-кустарниковых сообществах территории Приморья. Приведены общая характеристика среднемиоценовой ханкайской флоры и описание (по отпечаткам листьев) установленных в ней розоцветных — представителей родов *Sorbus* и *Spiraea*, включая новые вид и комбинацию: *Spiraea celtifolia* Pavlyutkin sp. nov., *Sorbus iljinskajae* (Ablaev et Ig. Vassil.) Pavlyutkin comb. nov.
Ключевые слова: *Rosaceae*, ископаемая флора, средний миоцен, Приморье, Россия.

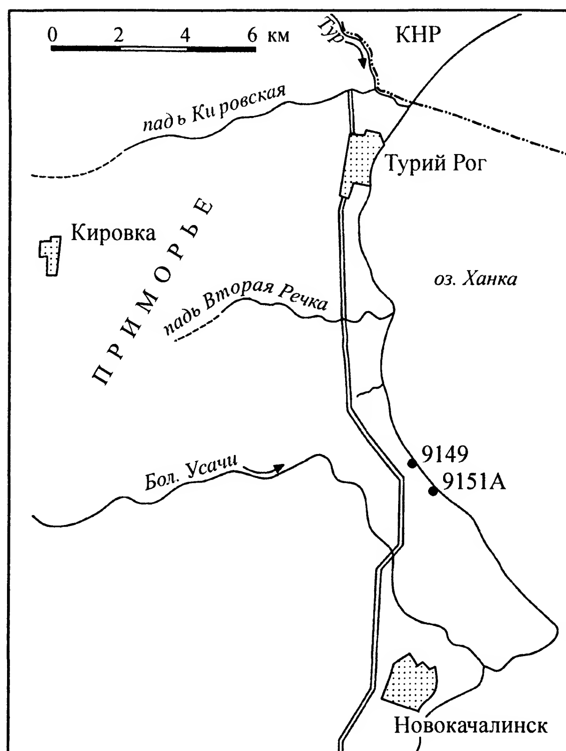
Одна из характерных черт третичных флор Приморья — резко неравноценная степень участия в их составе представителей сем. *Rosaceae*. Судя по литературным

данным, эта особенность свойственна третичным флорам и других регионов восточной окраины Азии. Возможные причины этого явления связаны как с возрастом ископаемых флор, так и с тафономическими факторами. Во флорах раннего кайнофита Дальнего Востока розоцветные встречаются крайне редко (Tanai, 1970; Буданцев, 1997; Кодрул, 1999; Аблаев, 2000, 2001); их макрофоссилии в форме отпечатков листьев редко определимы до рода. В молодых флорах тургайского типа розоцветные более разнообразны и многочисленны, хотя и здесь они не играют роль доминантов и субдоминантов. Возможное объяснение кроется не в их незначительном участии в палеофитоценозах палеоцена-эоцена. Результаты спорово-пыльцевого анализа показывают, что, например, в эоценовых палинофлорах розоцветные содержатся в процентном отношении ничуть не меньше, чем в неогеновых. Однако, поскольку пыльца сем. *Rosaceae* в ископаемом состоянии обычно неопределима до рода, трудно решить, кому она принадлежит — травянистым или древесно-кустарниковым формам.

Как известно, большинство современных древесно-кустарниковых розоцветных предпочитают сухие, открытые местообитания; относительно немногие из них мирятся с застойным увлажнением субстрата и затенением. Возможно, в палеогене из-за преобладания в фитоландшафтах аккумулятивных равнин огромных деревьев-долгожителей, таких как таксодиум, платаны, багрянники и, может быть, троходендроидесы, соответствующих условий для развития древесных розоцветных не было. Эти условия могли возникнуть позже с появлением открытых пространств и общей ксерофитизации растительного покрова. Достаточно скромная роль розоцветных как сопутствующих элементов в большинстве ископаемых флор отражает степень участия древесно-кустарниковых представителей семейства в растительных группировках. Даже сегодня, когда открытые ландшафты стали обычными во многих районах, розоцветные древесно-кустарниковой группы образуют чаще вкрапления в фитоценозы и лишь в исключительных случаях преобладают в локальных сообществах. Возможности захоронения макроостатков розоцветных определяются наличием необходимых условий для их произрастания вблизи воды. Как правило, это обрывистые, осыпные, скальные участки по берегам рек и озер, хорошо освещаемые.

Степень участия представителей сем. *Rosaceae* в неогеновых флорах Приморья весьма различна. И хотя прямая связь ее с возрастом тафофлор отчетливо не проявляется, тенденция к росту роли розоцветных при переходе к более молодым флорам заметна. Первым на это обратил внимание М. А. Ахметьев (1973). Тем не менее это — только тенденция: ее проявление вполне может компенсироваться особенностями палеофитоландшафтов, определивших облик конкретной тафофлоры. Так, в локальных позднемиоценовых флорах Приморья, приуроченных к аккумулятивным равнинам приустьевых частей крупных палеорек (усть-суфунская тафофлора), розоцветные почти не представлены (Байковская, 1974). В то же время они весьма разнообразны в родовом отношении во флорах примерно того же возрастного уровня: Ботчи (Ахметьев, 1973) и Вольно-Надеждинское-1,-2 (Павлюткин, 2002), но формировавшихся в условиях более расчлененного рельефа. К числу последних относится и ханкайская флора, местонахождения которой приурочены к третичным отложениям западного побережья оз. Ханка на участке между населенными пунктами Турий Рог и Новокачалинск (см. рисунок).

Ханкайская флора (см. рисунок), по сборам автора (кол. 9149, 9151А), представлена более чем 700 экз. отпечатков листьев, облиственных побегов и семян. В ней, по результатам предварительной обработки, выявлено свыше 100 морфотаксонов различного иерархического уровня, от внутривидовых до высокоранговых. Последние включают растения, для которых пока не определена даже родовая принадлежность. Флора сформирована представителями 62 родов, входящих в 30 семейств.



Местонахождения ханкайской флоры.

Облик флоры определяют 3 вида, наиболее обильно (свыше 100 экземпляров каждый) представленные в коллекциях: *Fagus chankaica* T. Alexeenko (4 достаточно четко выраженных морфотипа), *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer. Заметно уступает им *Sorbus iljinskajae* (Ablaev et Ig. Vassil.) Pavlyutkin comb. nov. В роли обычных, хотя и реже встречаемых видов (<10 в выборке из 100 экз.) оказываются *Pseudotsuga tanaii* Huz. (листья), *Zelkova elongata* K. Suz. и *Acer* spp. Присутствие остальных видов ограничивается единичными экземплярами.

В таксономическом отношении наибольшим родовым разнообразием отличаются сосновые (*Abies*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Pinus*, *Larix*), березовые (*Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Corylus*), буковые (*Fagus*, *Castanea*, *Quercus* и, возможно, *Cyclobalanopsis*), ореховые (*Cyclocarya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Carya*), таксодиевые (*Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cunninghamia*), ильмовые (*Ulmus*, *Zelkova*, *Aphananthe*). Остальные семейства представлены 1 или 2 родами, что, впрочем, не всегда свидетельствует об их ограниченном участии в формировании данной флоры, поскольку некоторые из них являются олиготипными.

Ханкайская флора богата остатками хвойных, в местонахождении 9151A отмечена даже листовая кровля, сформированная почти целиком хвоей сосновых. Таксодиевые встречаются главным образом в форме стерильных облиственных побегов по всему разрезу (*Metasequoia* и *Taxodium* — часто, *Glyptostrobus* — единично). Сосновые, приуроченные преимущественно к узкому интервалу разреза флороносной пачки, представлены отпечатками листьев как отдельных, так и агрегированных (*Pinus*) в пучках по 2 и 4, а также окрыленными семенами. Кипарисовые (туя, туевик) относительно редки. Обнаружена хвоя, похожая на хвою *Sciadopitys*. Сре-

ди цветковых наиболее обильны отпечатки листьев *Fagus*, нередко очень хорошей сохранности. Впервые в этом местонахождении найдена плюска бука. Единично встречены *Castanea miomollissima* Hu et Chaney и *Quercus palaeoserrata* Iljinsk. Повторены находки листьев рдеста (2 морфотипа); впервые обнаружен отпечаток листа *Nelumbo* cf. *protospeciosa* Sap.

В семействе березовых встречено довольно много фруктификаций (*Carpinus*, *Ostrya*), но листья хорошей сохранности редки. Эта особенность свойственна также ореховым, в составе которых впервые (в ханкайской флоре) найден отпечаток плода *Cyclocarya weylandii* Straus. Кленовые весьма разнообразно представлены как отпечатками листьев, так и крылаток (не менее 5 морфотипов в каждой группе). Клены — трехлисточковые и с простыми листьями. Особый интерес представляет находка отпечатка верхней части перисто-сложного листа *Dipteronia*. Бобовые также заметны: обнаружены отпечатки листочков и бобов, принадлежащих родам *Maackia*, *Cladrastis* и *Wisteria*. К более обычным и частью уже ранее обнаруженным в ханкайской флоре относятся *Magnolia*, *Berberis*, *Comptonia*, *Tilia* (листья и прицветники), *Sapium*, *Cedrela*, *Ailanthus* (окрыленные плоды), *Koelreuteria*, *Aesculus*, *Alangium*, *Aralia*, *Kalopanax*, *Euonymus*, *Lonicera*. Предполагается присутствие рутовых (*Euodia*, *Zanthoxylum*, *Fortunella*) и анакардиевых (*Buchanania*). Заслуживает внимания очень редкая встречаемость отпечатков листьев ильмов, багрянника, тополей, ив — родов, довольно обычных в составе неогеновых флор Приморья, связанных с отложениями аллювиальных фаций.

Обилие (>40 %) отпечатков листьев бука хорошей сохранности указывает на близость источника материала к месту захоронения. Это может свидетельствовать о снижении границы букового ханкайского леса почти до уровня прилегающей к склонам аккумулятивной равнины, что, в свою очередь, связано с ослаблением влияния на дендрофлору территории Приморья в ханкайское время зимнего Восточноазиатского муссона.

Розоцветные в ханкайской флоре представлены 3 родами: *Sorbus*, *Spiraea* и *Prunus*. Кроме того, предполагается наличие *Crataegus*, *Rubus*. Листья *Spiraea* и *Prunus* встречаются единично, гораздо чаще — листья и листочки *Sorbus*. В составе последнего присутствуют виды, относящиеся к 2 секциям: *Sorbus* и *Torminaria* DC. Ниже приведено описание некоторых представителей сем. *Rosaceae* из ханкайской флоры.

Сем. *ROSACEAE*

Род *Sorbus* L., 1753

Sorbus praetorminalis Krysht. et Baik.

Табл. I, *1—3*

S. praetorminalis Krysht. et Baik., 1951, в кн.: Памяти акад. Архангельского: 202, табл. 5, фиг. 1, 6; Криштофович и др., 1956, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8 (Палеоботаника), **1** : 125, табл. 42, фиг. 4; табл. 43, фиг. 3; Жилин, 1974, Тр. фл. Устюрта : 48, табл. 3, фиг. 4, рис. 22. — *Physocarpus hankaensis* Ablaev et Ig. Vassil., в Аблаев и др., 1994, Миоцен Ханк. впадины Зап. Приморья: 120, табл. 12, фиг. 1, 2, 7; табл. 13, фиг. 1, 2.

Л е к т о т и п: отпечаток листа, №№ кол. и обр. не указаны, сармат, Амвросиевка (Украина), Криштофович, Байковская 1951. 1 с., табл. 5, фиг. 6; Криштофович и др., 1956 : 125.

О п и с а н и е. Листья (до 7.5 см дл. и 6.5 см шир.) овальные или широкояйцевидные в общем очертании, с ширококлиновидным, округлым или срезанным, несколько выемчатым основанием и коротко заостренной верхушкой, лопастные, с перистым жилкованием и пильчатым краем. Главная жилка 1 мм толщиной в основании, прямая, сильно утончающаяся к верхушке. Вторичные жилки в количестве 5—8 основных и еще нескольких коротких в кончике листа (прямые или слегка изогнутые, параллельные или веерообразно расходящиеся) отходят под углами от 70 до 35° и заканчиваются в кончиках лопастей. Угол их с главной жилкой плавно или резко уменьшается в направлении верхушки, но в кончике он снова увеличивается. Жилки нижней (базальной) пары отходят супротивно несколько выше основания листа; обычно они в той или иной степени отгибаются кнаружи; от них ответвляется серия параллельных, слегка изогнутых базископических жилок, заканчивающихся в зубцах. Вторичные жилки, очередные или попарно сближенные, также отдают ответвления в край, первое из них (снизу) заканчивается в выемке между лопастями, остальные — в зубчиках или соединяются с образованием петель, от которых отходят тонкие веточки в зубчики. Вставочные жилки отсутствуют.

Третичные жилки отходят от нижних пар боковых несимметрично: косо в направлении нижней боковой и почти под прямым углом к вышерасположенной боковой. В средней части арены те и другие разветвляются; ответвления соединяются с образованием округлых петель различной величины. Жилки более высоких порядков формируют сеточки с более или менее изометричными полигональными ячейками.

Лопасти клиновидные, острые, их размеры вблизи верхушки резко уменьшаются, выемки между ними острые, «зажатые». Край неравно-пильчатый, зубчики с длинной прямой или выпуклой внешней стороной и укороченной вогнутой внутренней, кончики их слегка загнуты внутрь, бухточки острые. У образцов с широковыемчатым основанием ответвления от базальных жилок к краю листа развиты сильнее, из-за этого край в основании листа усложнен более крупными лопастевидными зубцами как бы следующей генерации. Черешок длиной до 1.7 см.

Отпечатки листьев описанного выше типа в ханкайской флоре (впервые установлены Аблаевым и др., 1994) отнесены к роду *Physocarpus*; на их базе выделен новый ископаемый вид пузыреплодника: *P. hankaensis* Ablaev et Ig. Vassil. Однако эти отпечатки не соответствуют признакам рода *Physocarpus*. Листья пузыреплодников, включая современный *P. ribesifolia* Kom., с которым сопоставляется ископаемый вид его авторами, отличаются притупленными лопастями с округлыми выпуклыми кромками, причем нижняя лопасть развита намного сильнее, чем следующие. Это придает листу очертания, близкие к трехлопастному. Зубцы края также притупленные, с выпуклыми сторонами, но самое главное — базальная пара отходит строго от основания листа, а жилки в области отхождения более или менее обнажены. Последняя особенность наблюдается и у некоторых других родов, также входящих в подсемейство спирейных (*Stephanandra*, *Neillia*). Ханкайские образцы, включая ранее описанный (Аблаев и др., 1994), не обнаруживают указанных признаков. Напротив, они в полной мере отвечают морфологическим характеристикам *Sorbus praetorminalis* — вида, установленного вначале в сарматской флоре Амвросиевки (Криштофович, Байковская, 1951), а позже обнаруженного во флоре горы Ашутас (Криштофович и др., 1956) и в некоторых других местонахождениях. Похожие отпечатки присутствуют в позднемиоценовых флорах Японии (Ozaki, 1980) и Приморья (Павлюткин, 2002). Они рассматриваются в объеме вида *Sorbus hokiensis* Ozaki, хотя в сущности мало чем отличаются от *S. praetorminalis*, особенно от экземпляра из позднеолигоценовой флоры Кумсуат (Жилин, 1974 : табл. 3, фиг. 4). Оба ископаемых вида сравниваются в плане морфологического сходства с совре-

менным видом *S. torminalis* (L.) Crantz (табл. I, *4*) — представителем секции *Torminaria*, распространенным в Европе и Передней Азии. Этот вид, согласно Э. Ц. Габриэлян (1978), характеризуется большой изменчивостью листьев, но образцы из ханкайской флоры соответствуют наиболее часто встречаемым его морфотипам.

Материал: кол. 9149, обр. 12, 14, 300, 522, 614.

Местонахождения: поздний олигоцен, гора Ашутас, Кумсуат (Казахстан), ср.-верх. миоцен, Амвросиевка (Украина), Новокачалинск (Приморье).

Sorbus iljinskajae (Ablaev et Ig. Vassil.) Pavlyutkin comb. nov.

Табл. II, *1*, *2*

Sorbaria iljinskajae Ablaev et Ig. Vassil., 1994, Миоцен Ханк. впад. Зап. Приморья: 121, табл. 13, фиг. 3—5, 8, 9, 11; табл. 14, фиг. 1, 2.

Голотип: отпечаток листочка, кол. 672а, обр. 37, верх. миоцен, зап. побережье оз. Ханка (Приморье), Аблаев и др., 1994, l. c.: табл. 13, фиг. 8 [ТОИ ДВО РАН].

Описание. Листочки продолговато-яйцевидные и продолговатые, мелкие (до 3.5 см дл. и 1.2 см шир.) с округло-клиновидным неравнобоким основанием и коротко заостренной верхушкой; край вблизи основания цельный, выше — удвоенно-пильчатый. Жилкование перистое; боковые жилки в целом параллельные, слабо извилистые, слегка изогнутые вверх, отходят с заметной нерегулярностью под углом 40—50° и заканчиваются в основных зубцах края, но нередко дают ответвления в дополнительный зубчик или выемки между зубцами, выше или нижерасположенные, иногда бифуркируют почти сразу после отхождения. Довольно обычны вставочные жилки. Жилки высоких порядков образуют сеточку с изометричными полигональными ячейками, в которых просматриваются зачаточные жилки. Зубцы заостренные, с выпуклой внешней стороной, простой или усложненной формы, с 1—2 также острыми дополнительными зубчиками, и вогнуто-выпуклой внутренней. В нижней части листочка кончики зубцов обычно слегка отогнуты внутрь. Бухточки узкие, зажатые. Боковые листочки сидячие, конечные — на черешочках.

Описанные образцы, включая экземпляры прежней коллекции (Аблаев и др., 1994), не могут быть отнесены к роду *Sorbaria*. Листочки последнего (табл. II, *4*) отличаются упорядоченностью сети жилок и очертаний зубцов; тип окончания боковых жилок у них строго краспедодромный, с тонкими ответвлениями в мелкие, почти равновеликие, серповидно загнутые внутрь дополнительные зубчики. Вставочные жилки отсутствуют. На основании вышеизложенного для ханкайских образцов предлагается новая номенклатурная комбинация *Sorbus iljinskajae* (Ablaev et Ig. Vassil.) Pavlyutkin. Ханкайский ископаемый вид рябины обнаруживает значительное сходство с современной *Sorbus commixta* Hedl. (табл. II, *3*), произрастающей в лесах Сахалина, Курильских островов, Японии.

Материал: кол. 9149, более 10 листочков различной степени сохранности.

Местонахождение: ср. миоцен, Новокачалинск (Приморье).

Род *Spiraea* L., 1753

Spiraea celtifolia Pavlyutkin sp. nov.

Табл, II, *5*, *6*

Leaf length 2.9 cm, width 1.5 cm narrow-ovate with broadly rounded base bluntly acute apex and crenulate-dentate margin; midrib weak straight secondaries (5—6 pairs)

strong diverge at an angle 30—35° parallel irregular craspedodrome at margin with several branches in teeth; some veins convegre forming loops; from low pair of lateral veins diverge basiscopial strong nerwes ending in teeth; intercalare veins short; tertiaries obscur; teeth close-arranged rounded with glandulars at tipes.

Holotype: leaf imprint. Primorye, Novokachalinsk, Middle Miocene, Coll. 9149, specimen 397, tab. II, fig. 5 [FEGJ].

Лист мелкий (2.9 см дл. и 1.5 см шир.), узкояйцевидный, с округлым основанием, узкозакругленной верхушкой и городчато-зубчатым краем. Средняя жилка тонкая, прямая, боковые (5, 6 пар) извилистые, в целом параллельные, отходят под острым (30—35°) углом нерегулярно, при подходе к краю бифуркируют, ответвления, в свою очередь, расщепляются, их окончания входят в зубчики или соединяются с образованием петель. Нижняя (базальная) пара отходит от основания листа и поднимается почти до половины его, посылая к краю нерегулярные базископические жилки, разветвляющиеся на подходе к нему. Характерны вставочные жилки, параллельные основным. Третичные жилки едва заметны при косом освещении, они не образуют параллельных серий. Зубчики частые, особенно в верхней половине, округлые с выпуклой внешней стороной и редуцированной внутренней, с хорошо видимыми железками на кончиках. Черешок примерно 2 мм длины. Поверхность листа опушена; опушение сильно маскирует сеть жилок.

Голотип: отпечаток листа, кол. 9149, обр. 397 (табл. II, *5*); ср. миоцен, слои с *Fagus chankaica*, Новокачалинск (Приморье) [ДВТИ].

Этимология: по сходству с листьями *Celtis*.

Среди ископаемых видов *Spiraea* близкие аналоги не обнаружены. Из современных видов заметное сходство отмечается с *S. beauverdiana* Schneid. (табл. II, *7*), распространенной в прибрежной зоне северо-западной Пацифики от Аляски до Южных Курил.

Материал: кол. 9149, обр. 397.

Местонахождение: ср. миоцен, слои с *Fagus chankaica*, Новокачалинск (Приморье).

Благодарности

Автор благодарен И. А. Ильинской и С. Г. Жилину за ценные советы по улучшению текста статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект РФФИ-ГФЕН № 02-05-39006) и ДВО РАН (проект № 03-3-А-08-115).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток, 2000. 116 с.

Аблаев А. Г. Палеоген Притуманганского угольного бассейна (юг Дальнего Востока). Владивосток, 2001. 67 с.

Аблаев А. Г., *Тащи С. М.*, *Васильев И. В.* Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 168 с.

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи) // Тр. Геол. ин-та АН СССР. М., 1973. Вып. 47. 86 с.

Байковская Т. Н. Позднемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 136 с.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки // Тр. Бот. ин-та РАН. СПб., 1997. Вып. 19. 115 с.

Габриэлян Э. Ц. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван, 1978. 264 с.

Жилин С. Г. Третичные флоры Устюрта. Л., 1974. 124 с.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина // Тр. Геол. ин-та РАН. М., 1999. Вып. 519. 150 с.

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматские растения из Амвросиевки Донецкого бассейна // Сб. памяти академика А. Д. Архангельского «Вопросы литологии и стратиграфии СССР». М., 1951. С. 184—212.

Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К. и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8. М.; Л., 1956. Вып. 1. 166 с.

Павлюткин Б. И. Позднемиоценовая флора юга Приморья. Владивосток, 2002. 192 с.

Tanai T. The oligocene floras from the Kushiro Coal Field, Hokkaido, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1970. Vol. 14. Ser. 4. N 4. P. 383—514.

Ozaki K. Late miocene tatsumitoge flora of Tottori prefecture, Southwest Honshu // Sci. Repts. Yokohama. Natn. Univ. 1980. Sec. 2. N 27. P. 19—45.

SUMMARY

An assessment is made of the role of *Rosaceae* in the Tertiary tree-shrub communities of Primorye. The general characteristic of the Mid-Miocene Khanka flora is given, as well as descriptions (from leaf imprints) of the identified *Rosaceae*, namely representatives of the genera *Sorbus* and *Spiraea*. They include a new species: *Spiraea celtifolia* Pavlyutkin sp. nov. and a new combination: *Sorbus iljinskajae* (Ablaev et Ig. Vassil.) Pavlyutkin comb. nov.

УДК [581.9 (235. 223-11) : 551.799] : 551.312.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© Е. В. Безрукова,[1] К. Е. Вершинин,[1] П. П. Летунова,[1] Л. А. Орлова,[2] С. М. Крапивина,[1] В. В. Чепинога,[3] А. В. Верхозина,[4] Н. В. Дударева,[4] А. А. Абзаева [1]

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВЫСОКОГОРИЙ ВОСТОЧНОГО САЯНА В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ ТОРФЯНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

E. V. BEZRUKOVA, K. E. VERSHININ, P. P. LETUNOVA, L. A. ORLOVA, S. M. KRAPIVINA, V. V. CHEPINOGA, A. V. VERKHOZINA, N. V. DUDAREVA, A. A. ABZAEVA. VEGETATION OF THE EAST SAYAN HIGH-MOUNTAIN ZONE IN THE LATE HOLOCENE FROM STUDIES OF BOGGY SEDIMENTS

[1] 664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
E-mail: bezrukova@lin.irk.ru
[2] Объединенный институт геологии, геофизики и минералогии СО РАН
630090 Новосибирск, пр. Коптюга, 3
E-mail: orlova@uiggm.nsc.ru
[3] Иркутский государственный университет
664003 Иркутск, ул. К. Маркса, 1
E-mail: chepinoga@mail.ru
[4] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: herbar@sifibr.irk.ru
Поступила 15.10.2002
Окончательный вариант получен 17.12.2002

Приводятся результаты палинологического и радиоуглеродного анализа, а также изучения ботанического состава торфяных отложений из разреза «Ярма» (Восточный Саян, 1320 м над ур. м.). Восстановлены облик локальной и региональной растительности и характер изменения климата за последние 6000 лет с интервалом в 200 лет. Показано, что отличительной чертой изменения климата исследуемой территории является чередование эпох повышенной и пониженной влажности, что вызывало значительные изменения в составе растительного покрова.

Ключевые слова: растительность, поздний голоцен, торфяные отложения, изменения увлажненности, Восточный Саян.

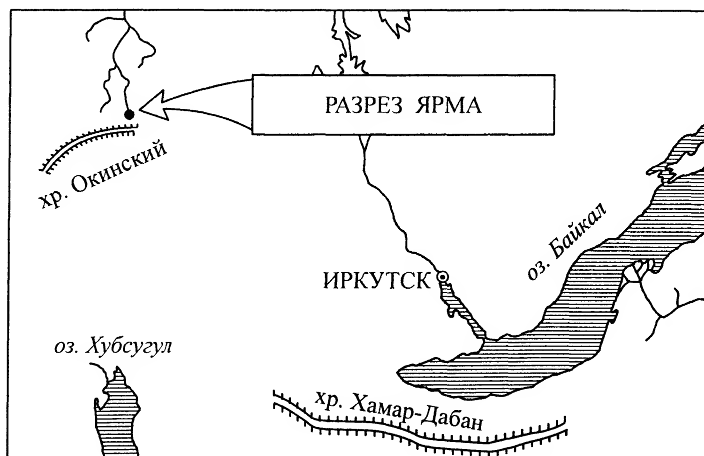


Рис. 1. Картосхема расположения разреза «Ярма».

Разрез «Ярма» находится на территории Восточного Саяна (Равнины..., 1975), в пределах Окинского хр. (рис. 1). Озера Большое и Малое Ярменские — наиболее крупные на северо-востоке хребта. Они расположены на высоте более 1320 м над ур. м. и окружены сопками, относительное превышение которых над уровнем озер составляет 60—200 м. Озера имеют ледниковое происхождение и их заполнения происходили за счет стекающих с водоразделов ручьев. Длина оз. М. Ярменское составляет около 1000 м при наибольшей ширине в 500 м. Длина оз. Б. Ярменское достигает 1800 м, ширина — около 700 м. Озера соединены протокой около 700 м длиной и окружены относительно ровными заболоченными пространствами. Болота ерниково-осоковые с редкостойными *Picea obovata* var *coerulea* Malysch. (Черепанов, 1995; Верхозина, Казановский, 2001). Моховой ярус составляют: *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. rubellum* Wils., *S. teres* (Schimp.) Aongstr. ex Hartm., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. (Игнатов, Афонина, 1992; Константинова и др., 1992). Среди травянистых растений наиболее многочисленны осоки *Carex canescens* L., *C. lasiocarpa* Ehrh. и др.; обильна *Eriophorum vaginatum* L. Кустарничковый ярус сформирован *Betula nana* s. l., местами — *Ledum palustre* L. и кустарниковыми ивами. От болота к водоразделу тянется разреженный елово-кедровый черничный, местами кашкарово-черничный зеленомошный лес.

К послеледниковым (голоценовым) образованиям в пределах Восточного Саяна отнесены аллювиальные отложения высоких пойм, конусов выноса (Равский и др., 1964). Данные биостратиграфических исследований для этой территории крайне скудны. В области высокогорной тундры Восточно-Саянской физико-географической провинции на берегу оз. Ильчир (абс. высота 2000 м над ур. м.) изучен разрез торфяного бугра (мощность разреза 130 см) (Равский и др., 1964). Образцы исследовались с интервалом 10—30 см. Отложения разреза не датированы. Результаты палинологического анализа торфа показали преобладание пыльцы древесных пород, особенно сосны и кедра. Отмечена единичная пыльца лиственницы, пихты, ели, березы. Много пыльцы осок, полыней, злаков, вересковых, спор сфагновых мхов. Данные пыльцевого анализа известны и для разреза торфа у д. Б. Быстрой (верхнее течение р. Иркут). В развитии растительности этой территории выделено три фазы (Равский и др., 1964). В первую фазу, которая соответствует, по мнению

авторов, началу голоцена, распространялись березовые редколесья наряду со злаково-полынными ассоциациями и осоковыми болотами. Во вторую фазу существовали темнохвойные пихтово-кедровые леса с елью и сосной. В третью фазу — березовые леса со значительным участием травянистых и кустарниковых ассоциаций. Отложения не датированы. Краткая информация о климатических условиях и составе растительности Восточного Саяна в среднем голоцене приводится в работе В. Г. Немчинова и др. (2000). Исследованный авторами разрез расположен в бассейне р. Хоре на высоте 2000—2300 м над ур. м. и представлен озерно-пролювиальной толщей мощностью более 40 м. В толще разреза, в интервале глубин 6.5—6.7 м от поверхности, найден торфянистый слой, возраст которого определен двумя ^{14}C датами: 6500 ± 40 л. н. по древесине и 6200 ± 90 л. н. по торфу. Результаты палинологического анализа из двух образцов торфянистого слоя показали, что климатические условия этого времени в Восточном Саяне были умеренно-теплыми. В составе окружающей растительности преобладали хвойные леса из сосны, кедра с примесью ели, ольховника, ивы.

Материал и методика

Разрез «Ярма» располагается в верхней части лесного пояса Окинско-Джидинского ботанико-географического района (Малышев, 1965). Верхняя граница леса в рассматриваемом районе близ оз. Б. Ярменское проходит на высоте 1500—1550 м над ур. м. Границу леса формируют ель и кедр. Летом 2000 г. при помощи бура системы Инсторфа была получена колонка торфяных отложений длиной 92 см. Верхние 85 см представлены торфом, нижние 7 см — торфом с примесью супесчано-суглинистых отложений. Торфяник подстилается глыбово-валунным материалом. Осадки скважины «Ярма» исследованы методами палинологического анализа (аналитики П. П. Летунова, Е. В. Безрукова, С. М. Крапивина), ^{14}C датирования (Л. А. Орлова), ботанического состава торфа (К. Е. Вершинин). Возраст торфа на глубине 83—85 см оказался равным 5650 ± 150 лет (СОАН-4496), на глубине 45—48 см — 3100 ± 110 лет (СОАН-4497).

Образцы для спорово-пыльцевого анализа отбирались с интервалом в 3 см. Образец сухого торфа объемом 1 $см^3$ подвергался стандартной лабораторной обработке (Moore et al., 1991). По крайней мере 300 пыльцевых зерен древесных насчитывалось для образцов из собственно торфяных отложений, с богатым содержанием пыльцы. Слой минерализованного торфа в интервале 85—92 см содержал не столь значительное количество пыльцы и спор. Подсчет последних велся до 100—150 пыльцевых зерен древесных растений. Процентное содержание пыльцы каждого таксона при построении диаграммы вычислялось от суммы пыльцы древесных растений без учета суммы пыльцы *Cyperaceae*. Процентное содержание пыльцы *Cyperaceae* высчитывалось от суммы всех подсчитанных в образце пыльцевых зерен и спор. Концентрация пыльцевых зерен и спор получена по методике М. В. Кабайлене (1969). Показанные на спорово-пыльцевой диаграмме (рис. 2) возрастные рубежи палинологических зон рассчитаны простым методом умножения скоростей торфообразования на мощность горизонта, охватывающего определенную палинозону. Скорость накопления торфа в интервале глубин 85—45 см составляла около 0.14 мм/год, а для верхних 45 см она была равна около 0.15 мм/год. Таким образом, скорости накопления торфа между датированными горизонтами и в верхней части разреза оказались близки. Временное разрешение полученной палиноло-

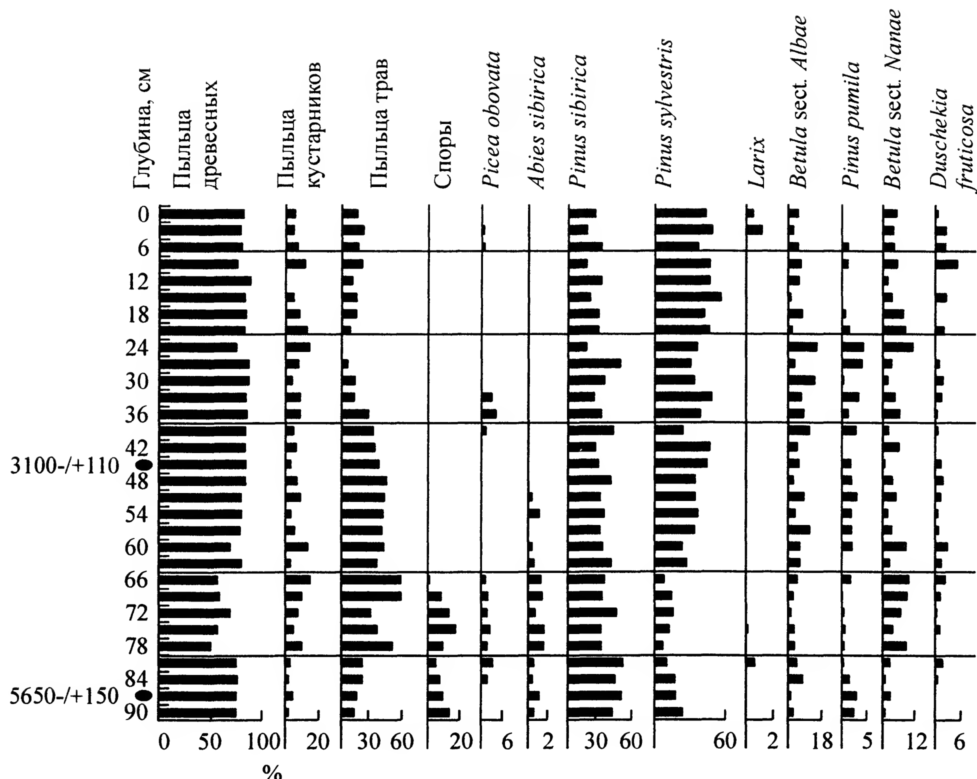


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма торфяных отложений из разреза «Ярма».
1 — точки отбора проб на ^{14}C анализ.

гической информации с учетом того, что анализировался каждый 3-й см, составляет в среднем 200 лет.

Результаты и обсуждение

Данные палинологического анализа разреза «Ярма» представлены на спорово-пыльцевой диаграмме (рис. 2). На основе изменения общего состава спорово-пыльцевых спектров (СПС) и их доминант выделено 6 локальных палинозон.

6 — 92—78 см. В общем составе пыльцы и спор преобладает пыльца древесных растений — 75 %. Среди последних доминирует пыльца *Pinus sibirica* Du Tour (45—58 %), *Abies sibirica* Ledeb. (1—1.5 %), *Picea obovata* (1—3 %), *Larix sibirica* Ledeb. (до 1.8 %). В группе пыльцы кустарников преобладает пыльца *Pinus pumila* (Pall.) Regel (2—4 %). Возрастные рамки зоны оцениваются от 6100 до 5200 л. н.

5 — 78—66 см. В общем составе содержание пыльцы древесных растений существенно уменьшилось по сравнению с предыдущей зоной и составляет 48—55 %. В самой группе по-прежнему преобладает пыльца *Pinus sibirica*, хотя содержание ее также уменьшилось с 45—58 до 30—48 %. Увеличилось содержание пыльцы недревесных растений: кустарников, в основном за счет пыльцы *Betula nana* (6—11 %), трав — *Cyperaceae* (до 14 %), *Poaceae*, *Chenopodiaceae*, прибрежно-водных

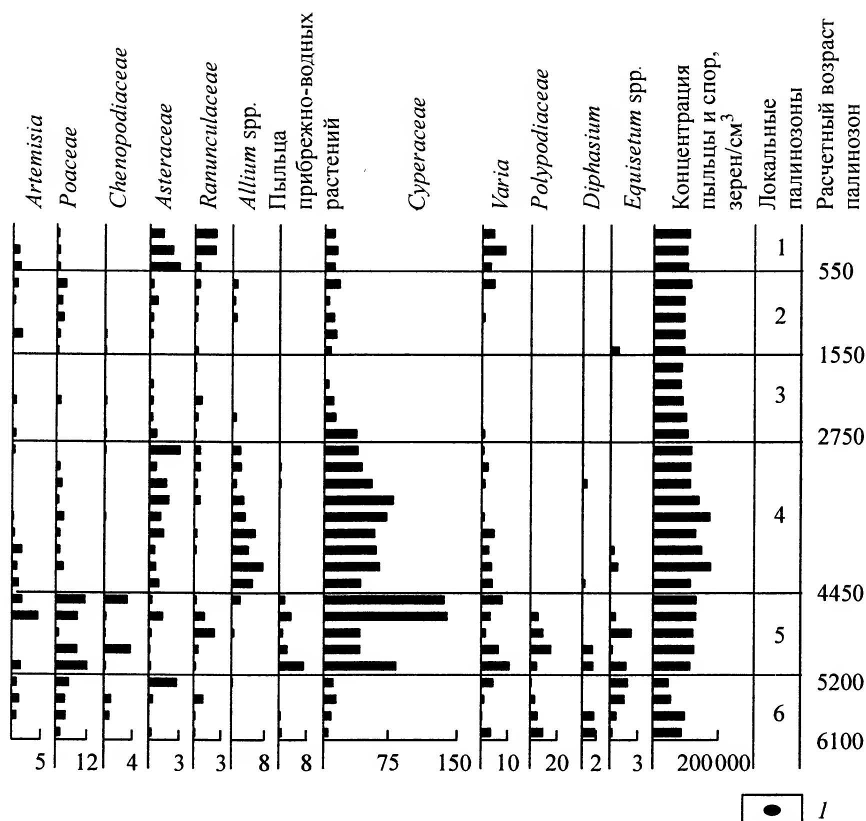


Рис. 2 (*продолжение*).

растений, спор *Polypodiaceae*. Приблизительный возраст границ зоны — от 5200 до 4450 н. л.

4 — 66—39 см. В общем составе пыльцы и спор вновь увеличилось содержание пыльцы древесных растений до 80 %. В их составе преобладает пыльца *Pinus sibirica* (до 30—40 %) на фоне значительного повышения содержания пыльцы *P. sylvestris* (до 45—50 %) и *Betula* sect. *Albae* (7—17 %), снижения — пыльцы *Picea obovata* (1—2 %), *Abies sibirica* (0.5—1.5 %). В группе пыльцы трав доминирует пыльца сем. *Asteraceae* и рода *Allium*. Содержание пыльцы *Cyperaceae* не превышает 75 %. Резко снизилось содержание спор. Возрастные рамки зоны оцениваются от 4450 до 2750 л. н.

3 — 39—22 см. В общем составе господствует пыльца древесных растений (до 80 %). Это пыльца *Pinus sylvestris* (40—50 %), *P. sibirica* (30—50 %), *Betula* sect. *Albae* (5—15 %). В группе пыльцы кустарников преобладает пыльца *Pinus pumila* (4 %), *Betula nana* (3—10 %). Содержание пыльцы трав значительно уменьшилось. Это в основном пыльца *Cyperaceae*. Возраст границ зоны оценивается от 2750 до 1550 л. н.

2 — 22—9 см. Господствует пыльца древесных растений. Доминантами в этой группе продолжает оставаться пыльца *Pinus sylvestris* (до 50 %), *P. sibirica* (до 40 %). В группе пыльцы кустарников увеличивается значение *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar (до 3 %), уменьшается — *Pinus pumila*. Снова появляется пыльца *Larix* (0.5 %). Возраст границ зоны лежит в пределах от 1550 до 550 л. н.

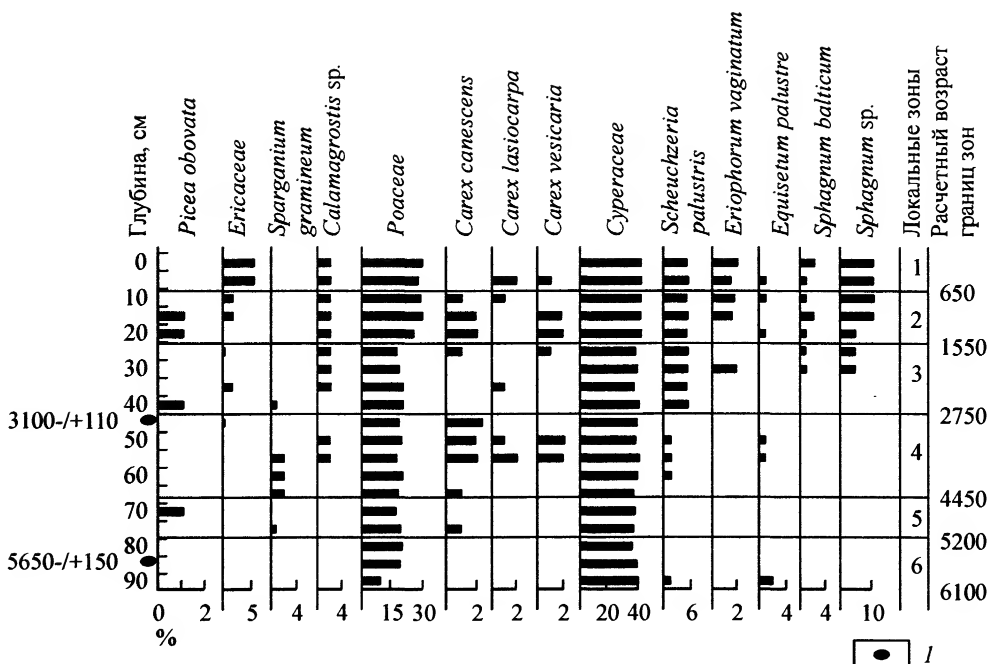


Рис. 3. Диаграмма ботанического состава торфяных отложений из разреза «Ярма». Обозначения те же, что и на рис. 2.

1 — 9—0 см. В группе пыльцы древесных растений продолжает господствовать пыльца *Pinus sylvestris* (40—50 %), *P. sibirica* (25—30 %) при заметном увеличении содержания пыльцы *Larix* (1.8 %) и *Picea obovata* (2.5 %). Вновь возросло содержание пыльцы *Duschekia fruticosa* (до 6 %), *Artemisia*, *Asteraceae*, *Cyperaceae*. Отложения, вмещающие пыльцевые спектры этой зоны, сформировались за последние 550 лет.

Максимальные значения концентрации пыльцевого материала характерны для зон 4 и 5 за счет главным образом пыльцы локальных продуцентов — осок.

Анализ ботанического состава торфяной залежи разреза «Ярма» показал, что по всему разрезу доминируют фрагменты тканей представителей *Cyperaceae* с примерно равномерным включением по всей мощности разреза клеточных остатков *Poaceae* (рис. 3). В верхней части разреза (0—20 см) около 10 % составляют остатки сфагновых мхов нескольких видов — *Sphagnum balticum*, *S. fallax*, *S. magellanicum* и др.

Таким образом, анализ ботанического состава торфа демонстрирует слабое изменение структуры болотного ценоза за время накопления торфа, что позволяет более достоверно интерпретировать результаты палинологического анализа и судить о довольно ровных скоростях прироста торфа на протяжении формирования залежи. Однородность сложения нижней части разреза свидетельствует о развитии низинного осокового ценоза на фоне довольно стабильных условий гидрологического режима. Развитие сфагнового компонента в составе верхних горизонтов указывает на постепенную олиготрофизацию растительности, которая в настоящее время представлена комплексом переходно-верхового болота.

При анализе пыльцевой диаграммы и диаграммы ботанического состава торфа в первую очередь учитывались палинологические и ботанические индикаторы,

свидетельствующие об изменении климатических, почвенно-гидрологических условий, о степени облесенности территории. Так, индикатором изменения увлажненности климата является пыльца пихты (Поликарпов, 1970). Индикатором изменений почвенно-гидрологических условий могут служить пыльца и клетки коры ели наряду с пыльцой и остатками травянистых растений. Учитывались также сведения о пыльцевой продуктивности растений и дальности рассеивания их пыльцы в регионе (Белова, 1985; Кулагина, 1995; Безрукова, 1999).

Согласно радиоуглеродным датам, для разреза «Ярма» получена запись изменения растительности и климата за последние 6000—6100 лет, что соответствует второй половине атлантического, суббореальному и субатлантическому периодам голоцена европейской климатостратиграфической шкалы (Hahne, Melles, 1997) или окончанию среднего и позднему голоцену шкалы СССР (Neustadt, 1982). Известные кислородно-изотопные записи для разных районов Северного полушария, отражающие изменения объема глобального льда, а также кривые эвстатических колебаний уровня моря показывают, что около 6000 л. н. в умеренных широтах Северного полушария объем льда после последнего оледенения сократился уже до современного, а уровень моря поднялся почти до современного (Short et al., 1991; Repinski et al., 1999). Практически на всей территории умеренных широт Северного полушария за последние 5—6 тыс. лет происходило становление ландшафтов, облик которых был близок к таковому современных. Накопление торфяных отложений разреза «Ярма» началось около 6100 л. н. С этого времени и до 5200 л. н. в составе растительности торфяника преобладали травянистые хвощово-злаково-осоковые ассоциации, а вблизи торфяника — разнотравно-папоротниковые, свидетельствуя о еще высокой роли в растительном покрове конца атлантического периода несомкнутых, формирующихся ценозов, следовавших за отступающим водоемом, скорее всего вслед за понижающимся уровнем реки. Очевидно, сток талых ледниковых вод уменьшался, понижался и общий базис эрозии, уровень реки падал. В составе лесов горно-таежного пояса господствовали темнохвойные елово-пихтово-кедровые леса. Светлохвойные леса из лиственницы и сосны не имели широкого распространения. Среди клеточных остатков растений преобладают злаки, осоки (в том числе *Carex canescens*, *C. lasiocarpa*, *C. vesicaria* L.), хвощи (*Equisetum palustre* L.). Кроме того, среди остатков растений присутствуют клетки эпидермиса шейхцерии, пыльца которой в исследованных осадках не встречена. Климат этого периода был влажным, прохладным.

В составе растительности болотного массива между 5200 и 4450 л. н., по данным палинологического анализа, господствовали осоковые группировки, ассоциации прибрежно-водных растений в условиях стоячих или медленно текущих вод — *Alisma* sp., *Hydrocharis* sp. Расширились площади ерниковых зарослей. Ботанический состав торфа показывает значительное участие злаковых и менее значительное — ежеголовника, растения, характерного для сырых (часто прибрежно- водных) местообитаний. В торфе этого интервала найдены клетки коры ели сибирской. Пыльцы ели в спектрах обнаружено до 3 %. Таким образом, произрастание ели на болоте между 5200 и 4450 л. н. не вызывает сомнения. Некоторое увеличение содержания пыльцы пихты, спор лесных папоротников и плаунов в осадках этого времени могло означать расширение площадей горно-таежного пояса. Пыльца сосны рассматривается как заносный элемент из нижней части горно-таежного пояса. Содержание сосны и лиственницы в СПС зоны 5 заметно снизилось, что могло явиться следствием еще большего увлажнения климата между 5200 и 4450 л. н. Проявление увлажнения и похолодания климата между 5200—4200 л. н. отмечено для ряда горных районов Южной Сибири, Камчатки, Северной Америки, Сканди-

навии (Максимов, 1980; Зубарев, 1981; Савина, 1986; Webb et al., 1993; Андреев, Певзнер, 2001; Серебряный, 1978).

В интервале времени от 4450 до 2750 л. н. в составе растительности торфяника и близлежащих территорий происходили заметные изменения. По данным палинологического анализа, на поверхности болота продолжают господствовать хвощово-осоковые ассоциации, ерники. В первой половине периода отмечено усиление роли растений рода *Allium*, во второй — сем. *Asteraceae*, что могло быть связано с нарастающей континентальностью климата, увеличением его аридности. Эта же тенденция отмечена по увеличению количества пыльцы сосны и по уменьшению содержания пыльцы темнохвойных — особенно пихты и ели. На самом болоте, судя по нахождению ее клеточных остатков в торфе, ель продолжала присутствовать. Климат времени формирования зоны 4 по сравнению с предыдущей характеризуется как более сухой.

В начале следующего интервала времени (2750 до 1550 л. н.) вновь наступил период повышенного увлажнения, выразившийся в увеличении доли ели, а позже — кедра. Роль сосны в сложении растительности подгорно-таежного комплекса уменьшилась. По данным анализа ботанического состава торфа, растительность болота формировали злаково-осоковые, хвощовые ассоциации, шейхцерия. Начался переход болота в мезоолиготрофную стадию — расселение вересковых кустарничков и сфагновых мхов. Эпизод увлажнения около 2600 л. н. широко проявился в умеренных широтах Северного полушария во время фазы активизации горного оледенения Альп (зимминг) (Mayr, 1968), Скандинавского нагорья (Серебряный, 1978), врезании рек в Западном Забайкалье (Антощенко-Оленев, 1982), расширении ареала еловых лесов в Западном Саяне (Савина, 1986) и Монгольском Алтае (Виппер и др., 1975), подвижки ледников Киргизского Алатау и Алтая (Максимов, 1980; Михайлов, Севастьянов, 1994), поднятии уровня озер в Западном Тибете (Hui et al., 1996), трансгрессивной фазы уровня моря у побережья Вьетнама (Korotky et al., 1995).

Закономерности распределения фитоценозов на болоте на протяжении следующего временного интервала от 1550 до 550 л. н. сохраняются. Однако около 1400 л. н. усилилась позиция сфагновых мхов, злаков, вересковых кустарничков, свидетельствующих о выходе торфяника из зоны постоянного подтопления паводковыми водами, а, возможно, о значительном уменьшении количества осадков (и соответственно понижения уровня грунтовых вод). В составе горно-лесного комплекса увеличилась доля сосновых лесов с лиственницей. Продолжается процесс перехода болота в мезоолиготрофную стадию, очевидно вслед за снижением общего базиса эрозии. Последнее могло быть связано с континентализацией климата в период так называемого Малого Оптимума 1450—1100 л. н. (Anderson, 1998).

Заключительный этап развития растительности Ярменских болот (последние 550—600 лет) характеризуется увеличением роли ели и лиственницы в растительности болотного массива, сосновых лесов, остепненных разнотравно-полынных и сложноцветных группировок. Климат стал еще континентальнее, ариднее. По данным анализа ботанического состава торфа, на болотном массиве продолжали господствовать злаково-осоковые группировки, но теперь уже при значительном участии вересковых кустарничков, пушицы, сфагновых мхов, что является индикатором перехода болота в олиготрофную стадию при ухудшении режима питания болота из-за продолжающегося понижения уровня грунтовых вод. Хотя, сообразуясь с известными данными о ходе изменения природной среды в горах Южной Сибири (Алтай, Саян, Хамар-Дабан), в хр. Кодар, Сунтар-Хаята, на Чукотке и Камчат-

ке, следовало ожидать повышения увлажнения в этот период времени. Известно, что во втором тысячелетии н. э. проявилось похолодание стадии фернау (Альпы) или актру (Алтай). Стадиальные морены этого события зафиксированы повсеместно, и в ряде случаев возраст морены обеспечен ^{14}C датировками (Серебряный, 1978; Ивановский, 1981; Соломина, Филатов, 1998, и др.). Согласно датировкам, валы конечных морен стадии фернау (актру) начали формироваться в XVI в. н. э., а возраст конца их аккумуляции определен серединой XIX в. н. э. (Lin et al., 1995). Согласно дендрохронологическим данным, наибольшее угнетение деревьев на верхней границе леса или их гибель приходятся на 1728—1773 гг. (Трофимов и др., 1994). Вероятно, к этому времени может относиться максимальное наступление ледников. В растительности исследованного нами высокогорного района около 550 л. н., с одной стороны, проявляются признаки повышенного увлажнения по увеличению содержания пыльцы ели и душекии, что было бы логично увязать с подвижками ледников в условиях нарастания общего увлажнения в горах Южной Сибири, повышения местного базиса эрозии. С другой стороны, после короткого периода увлажнения (порядка 200 лет) наступил продолжительный период расширения в предгорьях ареала сосны, в горах — сокращения ареала кедра, увеличения площадей степных группировок из сложноцветных, а за последние 350 лет — лиственницы. Все это указывает, скорее, на преобладающий процесс усиления континентальности климата на протяжении большей части последних 550—600 лет, чем на его смягчение. Возможно, что причину такой квазисинхронной реакции растительности исследованного района на общее изменение климата в горах юга Сибири надо искать в особенностях его географического положения, орографического строения.

Сравнение ряда записей изменения палеоклимата позднего голоцена по данным исследования торфяных разрезов средне- и высокогорного поясов гор юга Восточной Сибири (Равский и др., 1964; Хотинский, 1977; Зубарев, 1981; Белова, 1985; Савина, 1986; Михайлов, Севастьянов, 1994; Безрукова и др., 1996, 2000) показало, что в целом в это время происходил процесс направленного изменения климата в сторону понижения увлажнения, усиления континентальности. На фоне этого процесса выделялись кратковременные периоды увеличения увлажнения между 5200—4450, около 2700 и 550 л. н. Торфяники, расположенные на прибрежных равнинах оз. Байкал (Белова, 1985; Савина, 1986; Безрукова и др., 1996, 2000), также отражают процесс направленного снижения увлажнения и усиления континентальности климата в позднем голоцене. Однако периоды увлажнения около 2600 и 500 л. н. в них не нашли столь четкого выражения.

Выводы

Известно, что торфяники и мелкие озера, сформированные на верхнем пределе горно-лесного растительного пояса, аккумулируют пыльцу и споры не только локальной, но и региональной растительности (Boss, 2001). Пыльца, особенно древесных растений, поступает в такие отложения преимущественно путем заноса ее воздушными потоками с обширных территорий (Reasoner, Huber, 1999). Нами пока исследован один разрез высокогорного торфяника. Но, принимая во внимание особенности накопления пыльцы в таких торфяниках и данные предыдущих исследований, результаты изучения разреза «Ярма» можно с определенной долей вероятности распространять на высокогорную зону Восточного Саяна, где лесная растительность находится на пределе своего существования. Отличительной чертой

записи изменения климата и природной среды высокогорной зоны Восточного Саяна, полученной из разреза торфяных отложений «Ярма», являются климатические осцилляции, и прежде всего изменение увлажненности. Региональные осцилляции повышения увлажненности имели место около 5200, 2750 и 550—600 л. н.; осцилляции уменьшения увлажненности зафиксированы после 4450, 2750, 1550 и 300 л. н. Периоды повышенной увлажненности характеризовались расширением площадей еловых, пихтовых и кедровых лесов, в то время как периоды повышенной континентальности климата — расширением площадей сосновых и лиственничных лесов и степных группировок с участием *Liliaceae* (*Allium*), *Asteraceae* (*Artemisia* в том числе). Время максимального увлажнения фиксируется от начала формирования органогенных отложений 6000—6100 л. н. и до 4450 л. н. Этот период, полученный из записи разреза «Ярма», оказался синхронен проявлению общеизвестного для ряда горных регионов юга Восточной Сибири периоду повышенного увлажнения. Довольно выразительно в высокогорной зоне Восточного Саяна проявилось и событие, синхронное периоду повышения увлажнения во время активизации ледников исторической стадии около 2600—2700 л. н. почти для всей территории умеренных широт Северного полушария (Шнитников, 1957).

Комплексное изучение разреза органогенных отложений из высокогорной зоны Окинского хр. позволило восстановить картину сукцессионного процесса растительности в целом от начала формирования торфяника с 6100 л. н. до современного на разных географических уровнях. Результаты палинологического анализа охарактеризовали особенности развития региональной и локальной растительности, результаты ботанического анализа остатков тканей растений — особенности локальной флоры, изменения гидрологического режима болота и соответственно режима питания. Смена растительности была обусловлена в первую очередь изменением климата. Учитывая уменьшение количества хвощей и, наоборот, увеличение количества клеточных остатков сфагновых мхов и вересковых кустарничков вверх по разрезу, можно заключить, что в суббореальном-субатлантическом периоде эвтрофная стадия в развитии болота сменяется мезотрофной и олиготрофной. В начале формирования торфяника происходило становление лесной растительности при еще невысокой сомкнутости древостоя, что приводило к распространению плаунов. Несколько позже, в конце атлантического—начале суббореального периода смыкание древостоя в условиях относительно теплого и влажного климата способствовало развитию мезофильных травяно-папоротниковых формаций в наземном покрове темнохвойных лесов.

Вариации в содержании пыльцы древесных растений из отложений разреза «Ярма» отражают направленность процесса смены доминант лесного комплекса горно-таежного пояса и позволяют судить об относительном изменении уровня верхней границы леса. Так, почти двукратное увеличение содержания заносной пыльцы сосны и примерно такое же уменьшение содержания пыльцы пихты в спектрах, очевидно, являются показателем расширения площадей сосновых и сокращения пихтовых лесов в составе горно-таежного пояса после 4500 л. н. в связи с понижением общей увлажненности и усилением континентальности климата. Впервые для юга Восточной Сибири, по данным комплексного анализа высокогорного разреза торфяных отложений, получены и расширены коротковременные флуктуации климата во время исторической стадии (фернау) активизации горных ледников, Малого ледникового периода и Малого оптимума. Эти же события в записях из подгорно-равнинных торфяников не нашли ясного отражения в силу гораздо большего осреднения пыльцевых спектров.

Полученный материал свидетельствует о том, что исследование высокогорных торфяников, сформировавшихся на высотном (экстремальном) пределе существования лесной растительности, имеет важное значение в решении вопросов характера изменения климатических и палеоландшафтных условий теплых периодов и дает возможность решения ряда прикладных задач палеоклиматологии, палеоботаники, палеогидрологии.

Благодарности

Авторы признательны Л. В. Бардунову и коллективу кафедры ботаники Иркутского государственного университета за методические рекомендации и полезное обсуждение при написании настоящей статьи.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-05-97206) и администрации Иркутской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А. А., Певзнер М. М. История растительности низовий реки Камчатки за последние 6000 лет // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 39—45.

Антощенко-Оленев И. В. История природных обстановок и тектонических движений в позднем кайнозое Западного Забайкалья. Новосибирск, 1982. 154 с.

Безрукова Е. В. Палеогеография Прибайкалья в позднеледниковье и голоцене. Новосибирск, 1999. 127 с.

Безрукова Е. В., Мац В. Д., Летунова П. П. и др. Голоценовые торфяники Прибайкалья как объект палеоклиматических реконструкций // Геология и геофизика. 1996. Т. 37. № 12. С. 78—92.

Безрукова Е. В., Такахара Х., Кривоногов С. К. и др. Позднечетвертичная и голоценовая история юго-восточного побережья оз. Байкал по материалам скважины Дулиха // Проблемы реконструкции палеоклимата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск, 2000. С. 36—48.

Белова В. А. Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск, 1985. 158 с.

Верхозина А. В., Казановский С. Г. К вопросу о распространении и самостоятельности *Picea obovata* Ledeb. var. *coerulea* L. Malysch // Дендрологические исследования в Байкальской Сибири. Иркутск, 2001. С. 119.

Виппер П. Б., Дорофеюк Н. И., Соколовская В. Т. История формирования озера Дунд-Нур и динамика растительного покрова Монгольского Алтая в голоцене // История озер и внутренних морей аридной зоны. Тез. докл. IV Всес. симп. по истории озер. 1975. Т. 4. С. 114—119.

Зубарев А. П. История лесной растительности среднегорного Хамар-Дабана в голоцене // Палеоботанические исследования в лесах Северной Азии. Новосибирск, 1981. С. 30—44.

Ивановский Л. Н. Гляциальная геоморфология гор. Новосибирск, 1981. 172 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Кабайлене М. В. Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления растительности. Вильнюс, 1969. 146 с.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляхов Р. Н. Список печеночников и антоцератовых территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1. № 1—2. С. 87—127.

Кулагина Н. В. Палиностратиграфия четвертичных отложений Северного Прибайкалья: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Иркутск, 1995. 15 с.

Максимов Е. В. Ледниковое прошлое хребта Киргизский Алатау. Л., 1980. 182 с.

Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М., 1965. 366 с.

Михайлов Н. Н., Севастьянов Д. В. Озерные комплексы Горного Алтая и их эволюция в голоцене // Вестн. С.-Петерб. ун-та, 1994. Сер. 7. Вып. 3. С. 59—68.

Немчинов В. Г., Будаев Р. Ц., Резанов И. Н., Савинова В. В. Особенности плейстоценового оледенения юго-восточной части Восточного Саяна // География и природные ресурсы. 2000. № 1. С. 88—93.

Поликарпов Н. П. Комплексные исследования в горных лесах Западного Саяна // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. С. 26—79.

Равский Э. И., Александрова Л. П., Вангенгейм Э. А. и др. Антропогеновые отложения юга Восточной Сибири. М., 1964. 278 с.

Равнины и горы Сибири. М., 1975. 351 с.

Савина Л. Н. Таежные леса Северной Азии в голоцене. Новосибирск, 1986. 181 с.

Серебряный Л. Р. Динамика покровного оледенения и гляциоэвстазия в позднечетвертичное время. М., 1978. 267 с.

Соломина О. Н., Филатов Е. С. Изменения горных ледников северо-востока России с максимума «малого ледникового периода» до середины XX века // Изв. РАН. Сер. геогр. 1998. № 2. С. 53—63.

Трофимов А. Г., Полюшкин Ю. В., Кулагина Н. В., Трофимова Е. В. Голоценовые ландшафты долины р. Сининды (север Баргузинского хребта) // География и природные ресурсы. 1994. № 2. С. 179—182.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шнитников А. В. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария. Зап. Геогр. об-ва СССР. 1957. Т. 16. 334 с.

Anderson D. E. A reconstruction of Holocene climatic change from peat bogs in north-west Scotland // Boreas. 1998. Vol. 27. P. 208—224.

Boss J. A. Late glacial and Early Holocene vegetation history of the northern Wetterau and the Amoneburger Basin (Hessen), central-west Germany // Rev. Palaeobot. Palynol. 2001. N 115. P. 177—212.

Hahne J., Melles M. Late and post-glacial vegetation and climate history of the south-western Taymyr Peninsula, central Siberia, as revealed by pollen analysis of a core from Lake Lama // Veget. hist. a. archaeobot. 1997. Vol. 6. P. 1—8.

Hui F., Gasse F., Huc A. et al. Holocene environmental changes in Bangong Co basin (Western Tibet). Part 3. Biogenic remains // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1996. N 120. P. 65—78.

Korotky A. M., Rajigaeva N. G., Ganzey L. A. et al. Late Pleistocene-Holocene coastal development of islands of Vietnam // J. South. Asian Earth Sci. 1995. Vol. 11. N 4. P. 301—308.

Lin P. N., Thompson L. G., Davis M. E., Mosley-Thompson E. 1000 years of climatic change in China: ice-core δ^{18} O evidence // Ann. Glaciol. 1995. N 21. P. 189—195.

Mayr F. Postglacial glacier fluctuations in the Stubai Mountains, Eastern Alps, Tyrol // Univ. Colorado Studies. Ser. Earth Sciences. 1968. N 7. P. 32—46.

Moore P. D., Webb J. A., Collinson M. E. Pollen analysis. Blackwell scientific publications. 1991. 216 p.

Neustadt M. I. On problems and subdivision of the Holocene, especially in USSR // Striae. 1982. N 16. P. 91—94.

Reasoner M. A., Huber U. M. Postglacial palaeoenvironments of the upper Bow Valley, Banff National Park, Alberta, Canada // Quatern. Sci. Rev. 1999. Vol. 18. P. 475—492.

Repinski P., Holmgren K., Lauritzen S. E., Lee-Thorp J. A. A late Holocene climate record from a stalagmite, Cold Air Cave, Northern Province, South Africa // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 1999. Vol. 150. P. 269—277.

Short D. A., Mengel J. G., Crowley T. J. et al. Filtering of Milankovitch cycles by Earth's geography // Quatern. Research. 1991. Vol. 35. P. 157—171.

Webb T., Bartlein P. J., Harrison S. P., Anderson K. H. Vegetation, lake levels and climate in eastern North America for the past 13 000 years // Global climates since the last glacial maximum. Minneapolis, 1993. P. 415—467.

SUMMARY

Results of palynological, paleobotanical studies and radiocarbon dating of boggy sediments from «Yarma» sequence (East Sayan) are analyzed. Changes in vegetation driven by global and regional climate changes for the last 6 ky with 200 yr time interval are established. It is shown that the alternation of the periods of increased and decreased humidity was the main feature of climate, which induced significant changes in the vegetation cover composition of the investigated region.

УДК 581.9 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© С. С. Иконников

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОГОРНЫХ ФЛОР ПАМИРА, АЛАЯ И БАДАХШАНА

S. S. IKONNIKOV. SOME PECULIARITIES OF HIGH-MONTANE FLORAS OF PAMIR, ALAI AND BADAKHSHAN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.06.2003

Приведено число сосудистых растений в высокогорных (в смысле К. В. Станюковича) флорах Памира (780), Алая (966) и Бадахшана (1102). Проанализировано 20 ведущих родов данных флор и сделан вывод об особенностях флоры высокогорий этой горной территории Средней Азии.
Ключевые слова: высокогорная флора, Средняя Азия.

В различных хребтах гор Средней Азии нижняя и верхняя границы высокогорий значительно отличаются (Станюкович, 1960, 1973). Так, на Памире нижняя граница высокогорий располагается на высоте 3500—3600 м над ур. м., а верхняя — около 5100 м над ур. м. (Иконников, 1963, 1991). Высокогорье Бадахшана заключено в интервале высот 3200 (3500 — на южных склонах)—5100 м над ур. м. (Иконников, 1979, 1991). Высокогорья Алая[1] находятся на высотах от 2800 (3100 — по южным склонам) до 3400 м над ур. м.

Следуя К. В. Станюковичу (1960, 1973), за нижнюю границу высокогорий мы принимаем верхний предел произрастания деревьев в горах, а верхнюю — за предел обитания сосудистых растений.

К настоящему времени, по нашим данным, в высокогорьях Памира насчитывается 780 видов сосудистых растений, Алая — 966, а Бадахшана — 1102. Анализ 20 наиболее крупных родов этих флор (табл. 1—4) позволяет сделать некоторые выводы.

Состав крупнейших родов высокогорной флоры Памира (табл. 1) свидетельствует, что в ней больше всего (5) родов семейства злаков (*Poaceae*): *Poa*, *Puccinellia*, *Festuca*, *Calamagrostis* и *Stipa*. Менее богато семейство сложноцветных (*Asteraceae*), представленное 3 родами: *Artemisia*, *Saussurea*, *Taraxacum*. Всего 2 родами представлены бобовые (*Fabaceae*): *Astragalus* и *Oxytropis*.

Несколько иная картина с ведущими родами флоры высокогорий Бадахшана (табл. 2). Здесь на первом месте находятся роды *Asteraceae* (4): *Artemisia*, *Cousinia*, *Erigeron*, *Taraxacum*, но менее богаты роды *Poaceae* (4): *Poa*, *Stipa*, *Calamagrostis*, *Festuca*. Сем. *Fabaceae*, как и во флоре Памира, представлено родами *Astragalus* и *Oxytropis*.

Во флоре высокогорий Алая (табл. 3), как и во флоре Бадахшана, первое место занимают *Asteraceae* (5): *Artemisia*, *Cousinia*, *Erigeron*, *Saussurea*, *Taraxacum*. Менее богаты роды *Poaceae* (3): *Poa*, *Stipa*, *Festuca*. Сем. *Fabaceae*, как и в предыдущих флорах, представлено всего 2 родами — *Astragalus* и *Oxytropis*.

Рассмотрим теперь, какими крупными родами различаются анализируемые высокогорные флоры.

Так, высокогорная флора Бадахшана отличается от памирской 5 крупными родами: *Polygonum*, *Erigeron*, *Veronica*, *Nepeta*, *Cousinia*. Последние 3 рода характеризуют древнесредиземноморскую флору. Много общего между флорами Бадах-

[1] В нашем понимании, это южный склон Алайского хр., северный склон Заалайского хр., а также Алайская долина и долина Кашгарской Кызылсу между ними.

ТАБЛИЦА 1

Крупнейшие роды высокогорной флоры Памира

Роды	Число видов	Семейства	Роды	Число видов	Семейства
Astragalus	34	*Fabaceae*	*Pedicularis*	10	*Scrophulariaceae*
Taraxacum	25	*Asteraceae*	*Calamagrostis*	10	*Poaceae*
Oxytropis	23	*Fabaceae*	*Festuca*	10	»
Poa	19	*Poaceae*	*Puccinellia*	10	»
Potentilla	17	*Rosaceae*	*Lonicera*	10	*Caprifoliaceae*
Carex	15	*Cyperaceae*	*Acantholimon*	9	*Limoniaceae*
Artemisia	15	*Asteraceae*	*Allium*	8	*Alliaceae*
Ranunculus	13	*Ranunculaceae*	*Primula*	8	*Primulaceae*
Potamogeton	11	*Potamogetonaceae*	*Stipa*	8	*Poaceae*
Draba	11	*Brassicaceae*	*Saussurea*	7	*Asteraceae*

ТАБЛИЦА 2

Крупнейшие роды высокогорной флоры Бадахшана

Роды	Число видов	Семейства	Роды	Число видов	Семейства
Astragalus	51	*Fabaceae*	*Draba*	15	*Brassicaceae*
Carex	21	*Cyperaceae*	*Stipa*	14	*Poaceae*
Oxytropis	20	*Fabaceae*	*Erigeron*	14	*Asteraceae*
Potentilla	20	*Rosaceae*	*Pedicularis*	13	*Scrophulariaceae*
Taraxacum	19	*Asteraceae*	*Calamagrostis*	13	*Poaceae*
Poa	17	*Poaceae*	*Polygonum*	13	*Polygonaceae*
Allium	17	*Alliaceae*	*Nepeta*	12	*Lamiaceae*
Artemisia	17	*Asteraceae*	*Primula*	11	*Primulaceae*
Cousinia	17	»	*Lappula*	11	*Boraginaceae*
Veronica	16	*Scrophulariaceae*	*Acantholimon*	10	*Limoniaceae*

ТАБЛИЦА 3

Крупнейшие роды высокогорной флоры Алая

Роды	Число видов	Семейства	Роды	Число видов	Семейства
Astragalus	43	*Fabaceae*	*Ranunculus*	14	*Ranunculaceae*
Oxytropis	23	»	*Erigeron*	12	*Asteraceae*
Carex	20	*Cyperaceae*	*Polygonum*	12	*Polygonaceae*
Potentilla	19	*Rosaceae*	*Acantholimon*	12	*Limoniaceae*
Artemisia	19	*Asteraceae*	*Stipa*	11	*Poaceae*
Poa	16	*Poaceae*	*Draba*	11	*Brassicaceae*
Allium	16	*Alliaceae*	*Festuca*	10	*Poaceae*
Taraxacum	14	*Asteraceae*	*Lonicera*	10	*Caprifoliaceae*

ТАБЛИЦА 4

Сводный список родов высокогорных флор Памира, Бадахшана и Алая

Роды	Число видов	Семейства	Роды	Число видов	Семейства
Astragalus	70	*Fabaceae*	*Polygonum*	18	*Polygonaceae*
Taraxacum	37	*Asteraceae*	*Acantholimon*	18	*Limoniaceae*
Oxytropis	33	*Fabaceae*	*Calamagrostis*	16	*Poaceae*
Poa	25	*Poaceae*	*Draba*	16	*Brassicaceae*
Carex	25	*Cyperaceae*	*Nepeta*	15	*Lamiaceae*
Potentilla	25	*Rosaceae*	*Lappula*	15	*Boraginaceae*
Allium	23	*Alliaceae*	*Primula*	13	*Primulaceae*
Artemisia	23	*Asteraceae*	*Potamogeton*	11	*Potamogetonaceae*
Cousinia	23	»	*Silene*	11	*Caryophyllaceae*
Veronica	21	*Scrophulariaceae*	*Lonicera*	11	*Caprifoliaceae*
Pedicularis	20	»	*Festuca*	10	*Poaceae*
Ranunculus	20	*Ranunculaceae*	*Puccinellia*	10	»
Stipa	19	*Poaceae*	*Saussurea*	10	*Asteraceae*
Erigeron	19	*Asteraceae*			

шана и Алая, где отсутствуют в ряду ведущих роды *Veronica* и *Nepeta*, так как они представлены немногими видами.

Иная картина с высокогорной флорой Алая, которую отличают от бадахшанской роды *Ranunculus*, *Lonicera*, *Saussurea*, характерные для бореальной флоры. От памирской флора Алая отличается лишь тремя родами (*Cousinia*, *Silene* и *Erigeron*), представленными немногими видами, что сближает ее с бадахшанской.

Оригинальность в целом ксерофильной высокогорной флоры Памира проявляется в наличии крупных родов водных (*Potamogeton*) и прибрежных (*Puccinellia*) растений. Но в целом высокогорная флора Памира ближе к алайской, а не к бадахшанской.

Теперь обратимся к сводной таблице родов высокогорных флор Памира, Бадахшана и Алая (табл. 4). Она включает в себя 27 родов и наглядно свидетельствует о большом своеобразии высокогорной флоры исследуемой территории. Причем многие представители перечисленных родов являются доминантами растительных сообществ Памира, Алая и Бадахшана. Они определяют современный облик их растительного покрова.

В заключение отметим, что Р. В. Камелин (1974) считает ведущими во флоре высокогорий всей Средней Азии роды *Oxytropis*, *Astragalus*, *Draba*, *Ranunculus*, *Potentilla*, что подтверждают и наши данные по части этой территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Определитель высших растений Памира. Душанбе, 1963. 282 с.

Иконников С. С. Определитель высших растений Бадахшана. Л., 1979. 400 с.

Иконников С. С. Флора Бадахшана и Памира (состав, сравнительный анализ и ботанико-географическое районирование): Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. СПб., 1991. 71 с.

Камелин Р. В. Флора ореофитов Горной Среднеазиатской провинции, ее состав и особенности // Тез. докл. 6 Всесоюз. совещ. по вопросам изуч. и освоения флоры и растит. высокогорий. Ставрополь, 1974. С. 172—175.

Станюкович К. В. Растительность высокогорий СССР. Сталинабад, 1960. Ч. I. 169 с.

Станюкович К. В. Растительность высокогорий СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе, 1973. 416 с.

SUMMARY

Numbers of vascular plant species are given for the high-montane floras of Pamir (780), Alai (966) and Badakhshan (1102).

УДК 581.15 : 582.477.16 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© С. Г. Князева

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МНОГОМЕРНЫХ МЕТОДОВ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ *JUNIPERUS SIBIRICA* (*CUPRESSACEAE*)

S. G. KNYAZEVA. EXPERIENCE OF APPLICATION OF MULTIVARIATE METHODS FOR DETERMINATION OF THE TAXONOMIC STATUS OF *JUNIPERUS SIBIRICA* (*CUPRESSACEAE*)

Институт леса СО РАН им. В. Н. Сукачева
660036 Красноярск, Академгородок
E-mail: Institute@forest.academ.ru
Поступила 15.10.2001
Окончательный вариант получен 10.06.2003

Исследована изменчивость морфологических признаков 22 природных популяций игольчатолистных можжевельников — *Juniperus communis* L. и *Juniperus sibirica* Burgsd., произрастающих на территории Сибири. Предпринята попытка определить таксономический ранг *Juniperus sibirica* с помощью методов многомерного анализа. Установлено, что на территории Сибири произрастает вид *J. communis* L. s. l., представленный тремя разновидностями, которые приурочены к горным, плоскогорным и равнинным условиям произрастания. *J. sibirica* рассматривается в качестве плоскогорной разновидности данного вида.
Ключевые слова: изменчивость, таксономия, *Juniperus*.

Можжевельник (*Juniperus* L.) является самым крупным родом в сем. *Cupressaceae*. Он включает в себя более 60 видов, распространенных в северном полушарии, от субарктической тундры до полупустынь и высокогорий. В эволюционном отношении можжевельник — один из самых молодых и полиморфных родов в порядке хвойных (*Pinales*). Многие его виды в настоящее время находятся на стадии становления и образуют множество новых форм, которым нередко придают ранг вида (Славкина, 1968; Ермолина, 2002). С этим связано большое количество нерешенных проблем в систематике этого рода. Самостоятельность некоторых видов можжевельников оспаривается одними исследователями (Коропачинский, 1983; Имханицкая, 1990) и принимается другими (Иванова, 1974; Жеронкина, Рубаник, 1976; Мухамедшин, 1980, и др.).

Многие систематики говорят о необходимости критической ревизии видов этого рода, что в первую очередь относится к *J. communis* и *J. sibirica*, которые имеют обширные перекрывающиеся ареалы и произрастают в разнообразных экологических условиях (Имханицкая, 1990; Quinn, 1989, и др.). A. Farjon (2001) приводит около 60 синонимов *J. communis*, которые имеют ранг разновидностей, подвидов, видов.

Материал и методы

В настоящей работе изложены результаты изучения изменчивости морфологических признаков вегетативных и генеративных органов можжевельников обыкновенного (*Juniperus communis*) и сибирского (*J. sibirica*), произрастающих на территории Сибири, с целью установления таксономического статуса последнего с использованием многомерных методов.

Использовался материал по морфометрии 22 природных популяций игольчатолистных можжевельников (*J. communis* и *J. sibirica*), встречающихся на территории

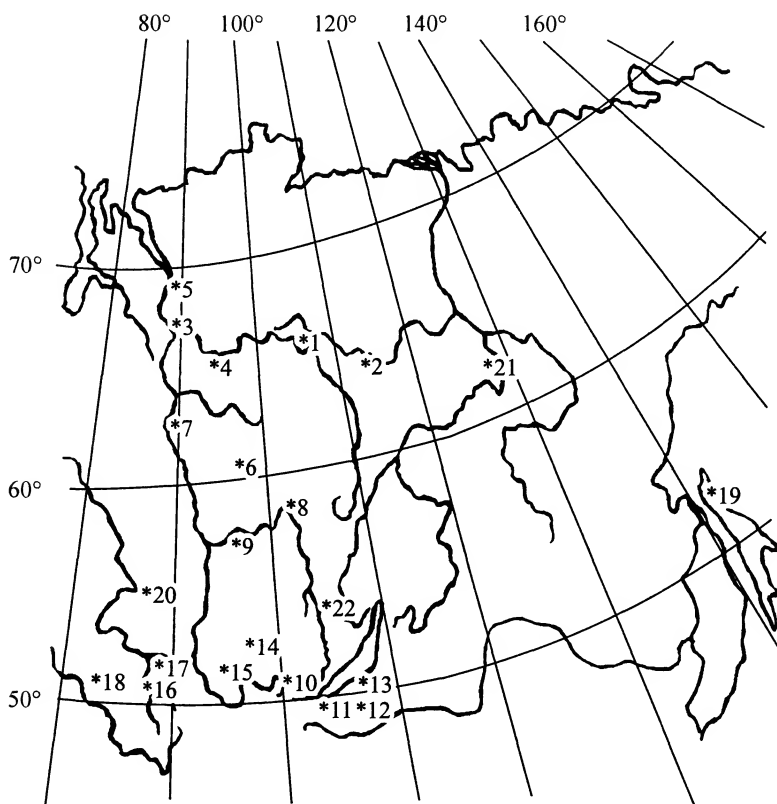


Рис. 1. Места сбора материала.

1 — Тура; 2 — Мирный; 3 — Туруханск; 4 — Нижняя Тунгуска; 5 — Хантайка, 6 — Северо-Енисейский; 7 — Бахта; 8 — Кежма; 9 — Богучаны; 10 — Тункинские гольцы; 11 — Дунаевские поляны; 12 — Хамар-Дабан; 13 — Бабушкин; 14 — Ойское озеро; 15 — Ергаки; 16 — Чаган-Узун; 17 — Каюктонар; 18 — Жумалы; 19 — Оха; 20 — Томск; 21 — Якутск; 22 — Казачинское.

Сибири, а также о-ве Сахалин (рис. 1, табл. 1). В настоящей работе проводилось сравнительное исследование морфологических признаков, которые наиболее часто используются исследователями при описании этих двух видов можжевельников. При этом использовались выборки из 30 особей. Из признаков вегетативных органов изучались длина и ширина хвои и годичный прирост побегов 1—4-го годов жизни. Среди качественных признаков рассматривались форма хвои (индексы формы: 1 — сильно изогнутая, 2 — слабо изогнутая, 3 — прямая) и жизненная форма растений (индексы: 1 — стланик, 2 — раскидистый кустарник, 3 — конусовидный кустарник, 4 — дерево). У генеративных органов исследовались линейные параметры шишкоягод и семян, число семян в шишкоягодах.

Был проанализирован также такой относительный признак, как коэффициент округлости шишкоягод, равный отношению ширины шишкоягод к их длине, выраженный в процентах. Общий перечень признаков и их обозначения следующие: X_1 — длина хвои, 1-й год; X_2 — длина хвои, 2-й год; X_3 — длина хвои, 3-й год; X_4 — длина хвои, 4-й год; X_5 — ширина хвои, 1-й год; X_6 — ширина хвои, 2-й год; X_7 — ширина хвои, 3-й год; X_8 — ширина хвои, 4-й год; X_9 — длина годичного прироста, 1-й год; X_{10} — длина годичного прироста, 2-й год; X_{11} — длина годичного прироста, 3-й год; X_{12} — длина годичного прироста, 4-й год; X_{13} — длина зрелых шишкоягод;

ТАБЛИЦА 1

Характеристика мест произрастания популяций *Juniperus communis* L. s. l.

Место сбора	№	Широта	Долгота	Высота над ур. м., м
Тура	1	64° 18′	101°	767
Мирный	2	62° 30′	114°	300
Туруханск	3	66° 6′	89° 30′	400
Нижняя Тунгуска	4	65° 54′	91°	500
Хантайка	5	68° 6′	90°	400
Северо-Енисейское	6	60° 30′	93°	846
Бахта	7	62° 30′	90°	400
Кежма	8	59°	102°	550
Богучаны	9	62° 18′	97° 18′	760
Тункинские гольцы	10	52°	102° 36′	1500
Дунаевские поляны	11	51°	104°	1250
Хамар-Дабан	12	51° 30′	105° 42′	1250
Бабушкин	13	51° 42′	105° 54′	500
Ойское озеро (Зап. Саян)	14	52° 54′	93°	1250
Ергаки (Зап. Саян)	15	52° 42′	93° 24′	1800
Чаган-Узун (Горный Алтай)	16	50° 6′	88° 30′	2200
Каюктонар (Горный Алтай)	17	50° 12′	87° 54′	1500
Жумалы (Горный Алтай)	18	51° 30′	87° 36′	2250
Оха (Сахалин)	19	53° 36′	142° 6′	100
Томск	20	56° 18′	84° 30′	149
Якутск	21	62°	129° 54′	150
Казачинское	22	56° 48′	107° 30′	500

X_{14} — ширина зрелых шишкоягод; X_{15} — число семян в зрелых шишкоягодах; X_{16} — длина семян в зрелых шишкоягодах; X_{17} — ширина семян в зрелых шишкоягодах; X_{18} — коэффициент округлости зрелых шишкоягод; X_{19} — показатель формы хвои; X_{20} — показатель жизненной формы.

Для обработки материала использовался метод главных компонент, а также кластерный, дискриминантный анализы (Дюран, Оделл, 1977; Дубров, 1978; Кравцов, Милютин, 1985).

Результаты и обсуждение

Общеизвестно, что всестороннее исследование изменчивости наиболее важных в диагностическом отношении морфологических признаков, выявление существенности их различий являются одним из путей решения спорных вопросов систематики (Абаимов, Коропачинский, 1984).

Анализ изменчивости признаков нами начат с метода главных компонент, который позволяет выявить сопряженную изменчивость признаков и на ее основе предпринять попытку установить морфоструктуру вида. В анализе использовались 22 популяции игольчатолистных можжевельников (одна — *J. communis* и двадцать одна, предположительно, — *J. sibirica*). Взяты 3 компоненты с совокупной дисперсией больше 75 %. В связи с этим мы рассматриваем 3 типа сопряженной изменчивости морфологических признаков, каждый из которых описывается соответствующей главной компонентой (признаки, вес которых в компоненте не превышает ± 0.25, считаются нами несущественными и поэтому не рассматриваются).

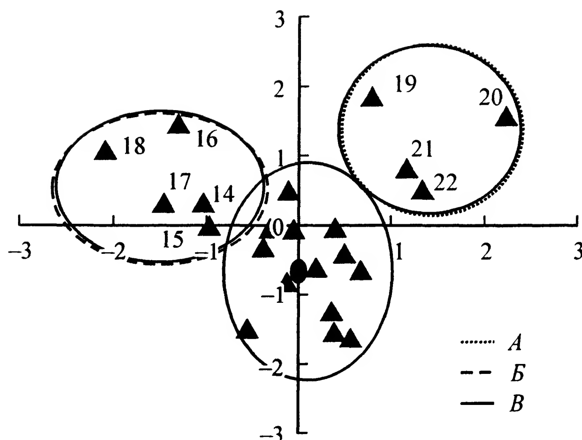


Рис. 2. Ординация популяций игольчатолистного можжевельника в плоскости первой и второй главных компонент.

А — равнинные популяции, *Б* — высокогорные популяции; *В* — плоскогорные популяции.

Наибольший вклад в первую компоненту вносят признаки вегетативных органов (длина, ширина и форма хвои, годичный прирост, жизненная форма). Эта компонента указывает на синхронную изменчивость длины хвои, длины годичного прироста и показателя формы хвои и жизненной формы, но обратную сопряженность с изменчивостью ширины хвои. Следовательно, при продолжении вдоль этой оси в зоне отрицательных значений (слева) будут находиться популяции с короткой, широкой, изогнутой хвоей и небольшим приростом побегов, растения в которых имеют в основном форму стланика, а в зоне положительных значений (справа) — популяции с длинной, прямой хвоей, длинными побегами и жизненной формой в виде дерева.

Вторая компонента наиболее сильно связана с параметрами шишкоягод и семян. Она выявляет сопряженную изменчивость длины и ширины шишкоягод и семян и ширины хвои. Можно сказать, что чем более широкой становится хвоя, тем большего размера у растения шишкоягоды и семена, а также годичный прирост.

Третья компонента характеризует связь параметров хвои, шишкоягод и семян. В этом случае с увеличением длины и ширины хвои наблюдается уменьшение шишкоягод и семян.

Ординация популяций в плоскости первых двух главных компонент демонстрирует, что наиболее сильно отличаются от остальных популяций Томские (20)[1] и Охинские (19) растения (рис. 2). Это особи с длинной и узкой хвоей. К ним примыкают Якутская (21) и Казачинская (22) популяции, также с весьма длинной прямой хвоей. Для этих популяций характерен тип сопряженной изменчивости, свойственный третьей компоненте. Мы объединили их в первую группу популяций.

Вторую группу образуют высокогорные популяции Алтая (16—18) и Западного Саяна (14—15), характеризующиеся короткой, широкой хвоей и крупными шишкоягодами и семенами (второй тип сопряженной изменчивости).

Остальные популяции (Тура, Мирный, Хантайка, Бахта, Северо-Енисейское, Бабушкин, Нижняя Тунгуска, Богучаны, Туруханск, Кежма, Казачинское) образуют самую многочисленную группу с первым типом сопряженной изменчивости.

[1] Цифры в скобках означают номера мест произрастания популяций, приведенные в табл. 1 и на рис. 1.

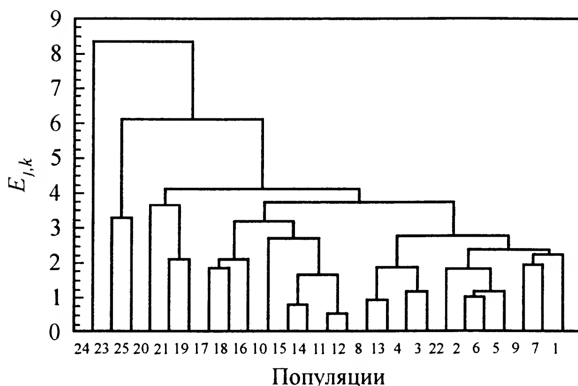


Рис. 3. Дендрограмма сходства популяций можжевельника.

Обозначения в тексте.

Таким образом, изученные популяции можжевельника разделяются на три группы, в значительной степени отличающиеся друг от друга по морфологическим признакам. Можно заключить, что игольчатолистные можжевельники, произрастающие на территории Сибири, обладают высоким полиморфизмом. При использовании традиционного подхода к изучению вида разные его популяции действительно можно принять за отдельные виды.

Для подтверждения результатов компонентного анализа нами проведен кластерный анализ по исследуемым морфологическим признакам (рис. 3). В анализе кроме 22 популяций игольчатолистных можжевельников использовались 3 популяции можжевельников с чешуевидными листьями — *J. sabina* L. (можжевельник казацкий), *J. pseudosabina* Fisch. et C. A. Mey. (можжевельник ложноказацкий), *J. davurica* Pall. (можжевельник даурский). В обработке использован метод взвешенной парной группировки с арифметическим средним. В качестве меры сходства применялось стандартизированное, взвешенное *m*-мерное Евклидово расстояние ($E_{j,\,k}$).

Вся совокупность популяций распадается в результате классификации на 5 кластеров. На дендрограмме видно, что чешуевидные можжевельники в наибольшей степени отличаются от остальных популяций и выделяются в отдельные кластеры при значениях уровня сходства, превышающего 5 (рис. 4).

Казацкий и ложноказацкий можжевельники образуют отдельные кластеры. Эти виды четко отличаются друг от друга по диаметру молодых однолетних побегов, размерам шишкоягод и семян и числу семян в шишкоягодах.

Можжевельник даурский объединился в один кластер с можжевельником казацким. Эти два вида обладают тонкими однолетними побегами и широкими, сплюснутыми по вертикальной оси, шишкоягодами, в которых часто по два и более гладких, коричневых семян. Кроме того, их объединяет резкий специфический запах. Возможно, что *J. sabina* и *J. davurica* являются одним видом. Farjon (2001) считает *J. davurica* разновидностью казацкого можжевельника — *J. sabina* L. var. *davurica* (Pall.) Farjon.

Популяции игольчатолистных можжевельников разбиваются на три больших кластера. Первый из них составили преимущественно популяции, произрастающие на территории Среднесибирского плоскогорья (Тура, Мирный, Хантайка, Бахта, Северо-Енисейское, Бабушкин, Нижняя Тунгуска, Богучаны, Туруханск, Кежма, Казачинское). Эти популяции характеризуются близкими к средним значениями

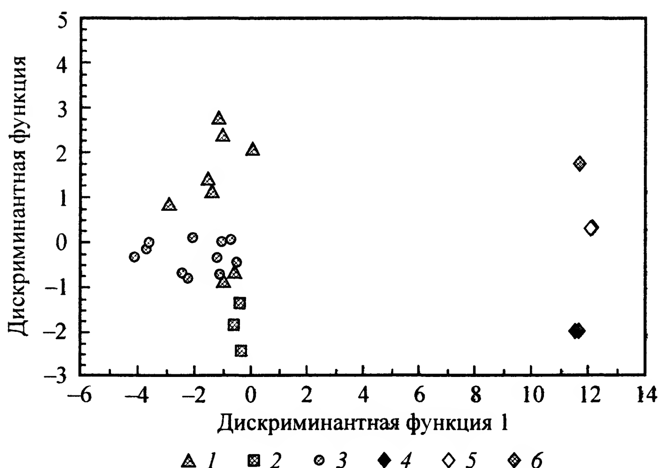


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа популяций можжевельника.

Разновидности и виды можжевельника. Разновидности игольчатолистного можжевельника: *1* — горная, *2* — плоскогорная, *3* — равнинная. Виды чешуелистных можжевельников: *4* — ложноказацкий, *5* — казацкий, *6* — даурский.

признаков и в наибольшей степени подходят под описание такого вида, как можжевельник сибирский (*J. sibirica*).

Во второй кластер объединились высокогорные популяции (Хамар-Дабан, Дунаевские поляны, Ергаки, Ойское озеро, Горный Алтай, Тункинские гольцы). Для них характерна очень короткая, широкая, сильно изогнутая хвоя, крупные широкие шишкоягоды с небольшим числом семян в них.

Третий кластер составили равнинные популяции (Томск, Якутск, Оха). Они отличаются весьма длинной прямой хвоей и удлиненными побегами. У растений из Томска шишкоягоды и семена мелкие, в то время как у особей из Якутска и Охи они крупные. Томская популяция отличается от остальных популяций этой группы также жизненной формой в виде деревца или конусовидного кустарника. Эти популяции скорее можно отнести к можжевельнику обыкновенному (*J. communis*), чем к сибирскому.

Таким образом, результаты кластерного анализа во многом подтверждают результаты метода главных компонент, что является еще одним доказательством верности предположения о существовании на исследуемой территории не двух разных видов игольчатолистных можжевельников (*J. communis* и *J. sibirica*), а трех разновидностей игольчатолистного можжевельника (*J. communis* L. s. l.), приуроченных к равнинным, плоскогорным и высокогорным условиям.

Следующим этапом работы было проведение дискриминантного анализа для шести кластеров (казацкий, ложноказацкий, даурский можжевельники и три разновидности игольчатолистного можжевельника: горная, равнинная, плоскогорная). Это позволяет не только проверить правильность проведенной кластеризации, но и определить наиболее весомые, ценные для целей дискриминации (разделения на классы) признаки.

Дискриминация производилась с помощью одной из разновидностей дискриминантного анализа — Backward stepwise analysis, который при построении модели сначала включает в нее все переменные, а затем на каждом шагу устраняет переменную, чей вклад в дискриминацию групп наименьший. Таким образом, в модели (дискриминантной функции) остаются только переменные (признаки) с наиболь-

ТАБЛИЦА 2

Расстояние Махалонобиса (*D*) между видами и разновидностями можжевельников

	J. pseudosabina	*J. sabina*	*J. davurica*	Плоскогорная	Горная	Равнинная
J. pseudosabina	0	9.3	8.5	8.3	7.2	7.6
J. sabina	9.3	0	4.1	5.7	6.0	6.1
J. davurica	8.5	4.1	0	6.2	6.9	5.8
Плоскогорная	8.3	5.7	6.2	0	3.58	2.5
Горная	7.2	6.0	6.9	1.9	0	2.9
Равнинная	7.6	6.1	5.8	2.5	2.9	0

шими весами. Наиболее весомыми признаками оказались: длина хвои (1-й год), ширина хвои (4-й год), диаметр шишкоягод, длина и ширина семян. При этом наибольшие веса при дискриминантной функции имеют такие признаки, как длина хвои и параметры семян.

Чешуевиднолистные можжевельники выделились в отдельный кластер, в то время как разновидности игольчатолистного можжевельника не образовали более или менее обособленных групп (рис. 4). При этом плоскогорные популяции заняли промежуточное место между горными и равнинными. Расстояния Махалонобиса (*D*), которые иллюстрируют меру сходства всех «форм» можжевельника между собой, подтверждают данные результаты (табл. 2). Известно (Меницкий, 1971), что если значение статистики *D* превышает 4, то таксономические отношения между выборками следует считать межвидовыми. В противном случае исследователь имеет дело с внутривидовыми таксонами. В нашем исследовании расстояние Махалонобиса между отдельными разновидностями игольчатолистного можжевельника не превышает значения 3, в то время как межвидовые расстояния характеризуются значениями от 4.1 до 9.2.

Классификационная матрица при использовании усредненных данных показывает стопроцентную правильность попадания популяций в соответствующие классы. При использовании первичных данных все особи видов секции *Sabina* со 100 %-й достоверностью надежно отнесены к соответствующим классам. Разделение же разновидностей игольчатолистного можжевельника сибирского не столь надежно. В любой из них обнаруживаются особи, которые могут быть отнесены к другой разновидности. Тем не менее проценты корректности выделения этих разновидностей весьма велики (превышают 80 %).

Дискриминантный анализ также позволил найти классификационные функции, с помощью которых любой определяемый образец можно отнести к тому или иному виду, к той или иной разновидности (табл. 3). Растение относят к тому классу, чья классификационная функция получает максимальное значение.

Проведенные нами наблюдения позволяют заключить, что можжевельник обыкновенный (*J. communis* L. s. l.) в Сибири представлен по крайней мере тремя разновидностями, активно осваивающими новые экологические ниши, которые характеризуются более суровыми условиями произрастания (высокогорья и северные пределы распространения лесной растительности), а именно:

1. *J. communis* L. var. *communis* — равнинная разновидность. Небольшое деревце или кустарник. Хвоя прямая, кинжаловидная, 10—15(20) мм дл., шишкоягоды 5—8 мм в диам. Семена 3—5 мм дл. в небольшом числе в шишкоягодах (1, реже 2). Произрастает на территории Западно-Сибирской равнины.

2. *J. communis* L. var. *sibirica* (Burgsd.) Rydb. — плоскогорная разновидность. Небольшой раскидистый кустарник, реже стланик. Хвоя мелкая, слегка изогнутая

ТАБЛИЦА 3

Значимость признаков при классификационных функциях

	J. pseudosabina $p = .052$	*J. sabina* $p = .062$	*J. davurica* $p = .019$	Плоскогорная $p = .48$	Горная $p = .28$	Равнинная $p = .09$
X_1	−0.93	−0.56	0.403	2.36	1.75	2.87
X_8	71.60	37.49	33.44	53.09	64.44	50.50
X_{14}	−4.79	4.33	2.516	−0.66	−0.87	1.20
X_{16}	37.17	17.39	13.06	24.33	27.68	24.52
X_{17}	24.26	10.37	24.29	8.78	8.15	13.46
Constant	−183.3	−72.67	−86.51	−90.27	−109.43	−116.70

(4—12 мм дл. и 0.7—1 мм шир.). Шишкоягоды мелкие (3—6 мм в диам.), с большим числом мелких семян (2—3, реже 4). Распространена на территории Среднесибирского плоскогорья от Ангары до Хантайки и плато Путорана.

3. *J. communis* L. var. *nana* (Willd.) Baumg. — высокогорная разновидность. Стелющийся кустарник, с короткой (3—10 мм дл.), широкой (1.5—2 мм шир.), сильно изогнутой хвоей. Шишкоягоды крупные (5—9 мм в диам.), сплюснутые по вертикальной оси, с небольшим числом семян в шишкоягодах (1, реже 2). На территории Сибири встречается в высокогорьях, на гольцах (Западный и Восточный Саян, Горный Алтай).

Приводим ключ для определения разновидностей *J. communis* L., встречающихся на территории Сибири.

1. Небольшое деревце или конусовидный кустарник 1.5—2 м выс. Хвоя прямая, кинжаловидная, 10—15(20) мм дл., 1—1.5 мм шир. Шишкоягоды 5—7 мм в диам., обычно удлиненные, семена 3—5 мм дл., в числе 1, реже 2 . . . . 1. *J. communis* L. var. *communis*.
— Приземистый кустарник или стланик, хвоя изогнутая 2
2. Приземистый, густоветвистый кустарник 0.5—1 м выс. Хвоя слегка изогнутая, 4—12 мм дл., 0.7—1 мм шир. Шишкоягоды 3—6 мм в диам., с 2—3, реже 4(5) мелкими семенами . . . . 2. *J. communis* L. var. *sibirica*.
— Стелющийся кустарник с лежачими, укореняющимися ветвями до 0.5 м выс. Побеги укороченные, 15—20 см дл., хвоя прижата к побегам, 3—10 мм дл., 1.5—2 мм шир., сильно изогнутая. Шишкоягоды 5—9 мм в диам., сплюснутые по вертикальной оси, с 1—2, реже 3 семенами . . . . 3. *J. communis* L. var. *nana*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск, 1984. 121 с.

Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М., 1978. 156 с.

Дюран Б., Оделл П. Кластерный анализ. М., 1977. 105 с.

Ермолина П. И. Анатомо-морфологическое строение и ультраскульптура шишек и семян некоторых представителей рода *Juniperus* L. (*Cupressaceae*) в связи с их систематикой // Экологическая ботаника: Наука, образование, прикладные аспекты: Тез. Междунар. науч. конф. Сыктывкар, 2002. С. 94—95.

Жеронкина Т. А., Рубаник В. Г. Можжевельники в озеленении. Алма-Ата, 1976. 104 с.

Иванова З. Я. Декоративные кустарники для Новосибирской области и способы их размножения. Новосибирск, 1974. 123 с.

Имханицкая Н. Н. Критическая заметка о кавказских видах секции *Juniperus* рода *Juniperus* L. // Новости систематики высших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 5—16.

Кравцов Б. А., Милютин Л. И. Анализ популяций с помощью многомерных методов // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 4. С. 557—564.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 384 с.

Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа. Л., 1971. 197 с.

Мухамедшин К. Д. Арча. М., 1980. 94 с.

Славкина Т. И. Дендрология Узбекистана. Ташкент, 1968. 497 с.
Farjon A. World checklist and bibliography of Conifers. Kew, 2001. 309 p.
Quinn Ch. Leaf and wood anatomy as the data sources in the *Cupressaceae* s. l. // Amer. J. Bot., 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 222.

SUMMARY

To ascertain the taxonomic status of *Juniperus sibirica* Burgsd., the investigation of 22 natural populations of juniper (*J. communis* and *J. sibirica*) in Siberia was carried out. The multivariate analysis was made of the variability of 20 morphological characters of vegetative and generative organs, the most frequently used in taxonomic diagnostics of junipers. The investigations allow the following conclusions:

1) The juniper (*J. communis* L. s. l.) is presented in Siberia by at least 3 varieties: *J. communis* L. var. *communis* — a plain variety; *J. communis* L. var. *sibirica* (Burgsd.) Rydb. — a plateau variety; *J. communis* L. var. *nana* (Willd.) Baumg. — a montane variety.

2) *J. sibirica* is a plateau variety of *J.communis*.

УДК 581.553 : 582.341 (285.3) (470.22) (470.11) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© В. К. Антипин, М. А. Бойчук

СФАГНОВЫЕ СООБЩЕСТВА С *MOLINIA CAERULEA* (*POACEAE*) НА ОНЕЖСКО-ПЕЧОРСКИХ ААПА БОЛОТАХ

V. K. ANTIPIN, M. A. BOICHUK. SPHAGNUM COMMUNITIES WITH *MOLINIA CAERULEA* (*POACEAE*) IN ONEGA-PECHORA AAPA MIRES

Институт биологии Карельского научного центра РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 76-98-10
E-mail: biology@krc.karelia.ru
Поступила 20.02.2003
Окончательный вариант получен 09.06.2003

Впервые на территории, расположенной в бассейнах рек Илексы и Кожи, выявлено 7 онежско-печорских аапа болот с участками, на которых встречены и изучены сообщества с *Molinia caerulea*. Это сообщества Molinia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum papillosum, Molinia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum warnstorfii, Baeothryon cespitosum + Molinia caerulea – Sphagnum papillosum, Pinus sylvestris – Calluna vulgaris + Molinia caerulea – Sphagnum fuscum, характерные только для карельских аапа болот. Появление сообществ с *Molinia caerulea* на онежско-печорских аапа болотах объясняется естественным флорогенезом, в результате которого этот вид растений распространяется по благоприятным для произрастания мезотрофным и мезоевтрофным болотным участкам.
Ключевые слова: аапа болота, сфагновые сообщества, *Molinia caerulea*.

Сфагновые сообщества с *Molinia caerulea* (L.) Moench в таежной зоне европейской части России свойственны исключительно аапа болотам карельского типа (Юрковская, 1987). Карельские аапа болота — это один из широко распространенных в Карелии типов болот, восточная граница которых проходит по р. Выг, оз. Выгозеро, Онежскому озеру. Этот же рубеж является западной границей ареала онежско-печорских аапа болот, их восточные границы проводят по Уралу (Юрковская, 1980, 1992). Аапа болота имеют вогнутую поверхность. В центральной части болот доминируют топяные грядово(кочковато)-мочажинные и грядово-озерковые участки (фации, по: Лопатин, 1954).

Самыми распространенными и характерными ассоциациями на карельских аапа болотах являются Molinia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum papillosum и Moli-

ТАБЛИЦА 1

Площадь и географическое положение исследованных болот

Название болота	Площадь, га	Географические координаты	
		северная широта	восточная долгота
У оз. Кожозеро	180	63°12′	38°12′
У г. Шуйгора	300	63°28′	36°48′
Саймох	320	63°07′	36°42′
Конный мох	430	62°43′	37°08′
У пор. Подсиговец	250	62°34′	37°02′
У оз. Пильмасозеро	160	62°25′	36°40′
Тростниковое	260	62°18′	36°48′

nia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum warnstorfii. Их фитоценозы встречаются на положительных формах микрорельефа (гряды, кочки, ковры) грядово-мочажинных и грядово-озерковых болотных участков. В отрицательных формах — мочажинах — обычны ценозы мелкоосоковых ассоциаций с *Carex limosa* L., *C. livida* (Wahlenb.) Willd., *C. chordorrhiza* Ehrh. На онежско-печорских аапа болотах положительные формы микрорельефа занимают фитоценозы ассоциаций Baeothryon cespitosum – Sphagnum papillosum, Andromeda polifolia + Menyanthes trifoliata – Sphagnum magellanicum, Betula nana + Carex lasiocarpa – Sphagnum magellanicum. Растительный покров мочажин обычно образуют сфагновые сообщества формации Sphagneta jensenii и травяные сообщества ассоциации Carex limosa + Menyanthes trifoliata (Юрковская, 1992).

Территория исследования расположена на юго-восточной окраине Фенноскандинавского щита, входит в состав бассейнов рек Илексы и Кожи. Здесь находится западная часть ареала онежско-печорских аапа болот, которые, наряду с печорско-онежскими верховыми болотами, доминируют на этой территории (Антипин и др., 1996).

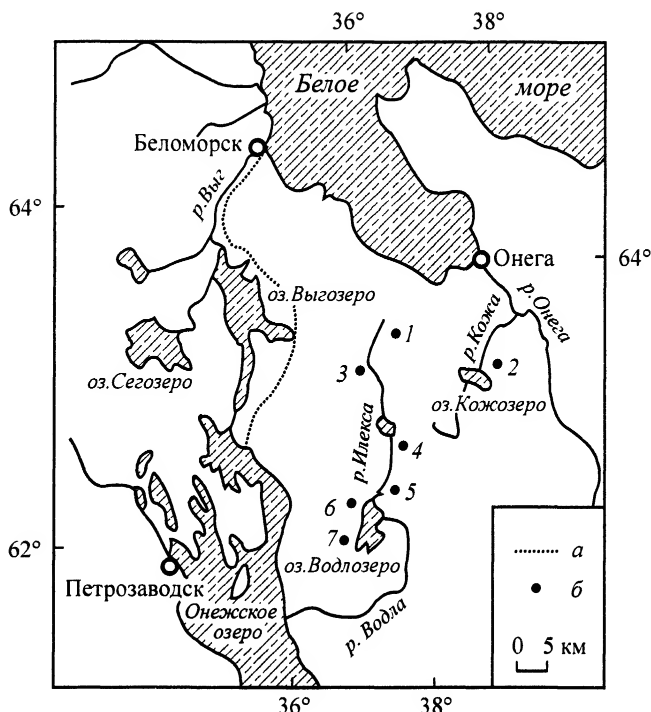
Во флоре исследованной территории *Molinia caerulea* является довольно обычным видом. Он встречается в северной ее части, реже — в южной, занимая обычные для него влажные местообитания по берегам водоемов (Кравченко, 2001). Сфагновые сообщества с *Molinia caerulea* обнаружены нами в ходе полевых исследований флоры и растительности болотных экосистем национального парка (НП) «Водлозерский» и природного парка (ПП) «Кожозерский» (Антипин и др., 1996, 2001).

За период исследований с 1992 по 2002 г. нами выявлено 7 болот с участками, на которых встречены и изучены сообщества с *Molinia caerulea* (табл. 1, см. рисунок). По структуре растительного покрова болота относятся к онежско-печорскому аапа типу. Болотные участки с *Molinia caerulea* располагаются на периферийных (окрайки или близко к окрайкам) частях и занимают не более 5—10 % площади болот.

В настоящем сообщении приводятся геоботанические описания растительного покрова только тех форм микрорельефа болотных участков, на которых произрастает *Molinia caerulea* (табл. 2).

Болото у оз. Кожозеро находится в западной части Архангельской обл., в пределах юго-восточного подножия кряжа Ветреный Пояс. Оно входит в состав ПП «Кожозерский», на территории которого расположен Кожозерский Богоявленский монастырь. В старину болото было осушено в хозяйственных целях. Здесь до сих пор сохранились следы трех мелиоративных каналов.

Болотный участок с *Molinia caerulea* находится в южной части болота. Он состоит из кочек и ковров, занимающих соответственно 40 и 60 % его площади.



Местонахождения болот с *Molinia caerulea*.

а — восточная граница ареала карельских аапа болот, *б* — изученные болота: *1* — у г. Шуйгора, *2* — у оз. Кожозеро, *3* — Саймох, *4* — Конный мох, *5* — у пор. Подсиговец, *6* — у оз. Пильмасозеро, *7* — Тростниковое.

На кочках распространены сообщества Pinus sylvestris – Calluna vulgaris + Molinia caerulea – Sphagnum fuscum, на коврах — Baeothryon cespitosum – Sphagnum papillosum с *Molinia caerulea*.

Болото у горы Шуйгора расположено на западе Архангельской обл., на юго-восточном подножии кряжа Ветреный Пояс. Болотный участок с местами произрастания *Molinia caerulea* находится в западной части болота. Микрорельеф участка кочковато-мочажинный. Около 40 % его площади составляют травяные мочажины с сообществами Carex limosa + Menyanthes trifoliata. Сфагновые ковры занимают до 60 % участка, их растительный покров образуют фитоценозы Baeothryon cespitosum + Menyanthes trifoliata – Sphagnum papillosum, в составе которых встречаются синузии *Molinia caerulea*.

Болото Саймох находится на западе Архангельской обл., в северо-западной части НП «Водлозерский». Оно сформировано в периферийной зоне Киричского палеовулкана, лавовые потоки которого в этой зоне местами выходят на дневную поверхность (Куликова, Куликов, 2001). В послеледниковье здесь происходили неотектонические процессы — поднятие или опускание кристаллического фундамента, образование в нем трещин, по которым просачиваются глубинные воды. Несколько столетий назад эта территория неоднократно подвергалась воздействию крупных лесных пожаров. Древесные угли обнаружены нами в торфяной залежи окраек болот на глубине от 0.1 до 0.8 м.

В южной части болота Саймох расположены два болотных участка с *Molinia caerulea*. Первый из них представляет собой топь, состоящую из сфагновых гряд, ковров, травяных мочажин и вторичных озерков. Они занимают соответственно 25,

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и проективное покрытие (%) растений болотных сообществ с *Molinia caerulea*

Жизненные формы и виды растений	У оз. Кожозеро		У г. Шуйгора	Саймох			Конный мох	У пор. Подсиговец	У оз. Пильмас-озеро	Тростниковое
	Формы микрорельефа									
	кочки	ковры	ковры	гряды	ковры	кочки	гряды	ковры	кочки	кочки
Деревья										
Betula pubescens Ehrh.	+	—	—	—	—	+	—	—	+	+
Pinus sylvestris L.	15	—	—	+	+	25	+	+	5	10
Кустарники										
Juniperus communis L.	+	—	—	+	—	—	—	—	+	+
Frangula alnus Mill.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Кустарнички										
Andromeda polifolia L.	1	+	5	1	+	+	2	2	1	—
Betula nana L.	10	+	2	1	+	+	7	1	1	1
Calluna vulgaris (L.) Hull.	15	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	—	—	—	—	—	+	2	—	—	+
Empetrum nigrum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Ledum palustre L.	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Oxycoccus palustris Pers.	+	+	+	+	+	+	3	+	+	+
Травы										
Baeothryon alpinum (L.) Egor.	—	—	—	+	1	—	—	—	—	2
B. cespitosum (L.) A. Dietr.	5	20	15	1	1	—	—	—	1	—
Carex chordorrhiza Ehrh.	1	+	—	—	—	—	+	—	+	+
C. dioica L.	+	+	—	+	+	—	—	—	+	—
C. lasiocarpa Ehrh.	—	—	—	10	+	15	5	5	35	5
C. limosa L.	+	+	+	+	2	+	+	+	—	+
C. paupercula Michx.	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
C. rostrata Stokes	—	—	5	+	+	—	+	1	—	—
Dactylorhiza maculata (L.) Soó	—	—	+	+	+	+	—	+	+	+
Drosera anglica Huds.	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—

Таблица 2 *(продолжение)*

Жизненные формы и виды растений	У оз. Кожозеро		У г. Шуйгора	Саймох			Конный мох	У пор. Подсиговец	У оз. Пильмас-озеро	Тростниковое
	Формы микрорельефа									
	кочки	ковры	ковры	гряды	ковры	кочки	гряды	ковры	кочки	кочки
Drosera rotundifolia L.	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Eriophorum gracile Koch	—	—	—	—	—	+	5	+	—	—
E. polystachion L.	—	+	+	1	1	+	5	5	+	—
E. vaginatum L.	1	+	1	—	—	—	—	+	—	—
Equisetum fluviatile L.	—	—	—	—	+	—	—	+	+	+
Juncus stygius L.	—	+	—	+	+	—	—	+	—	—
Menyanthes trifoliata L.	—	—	10	1	1	10	+	15	+	10
Molinia caerulea (L.) Moench	10	5	7	20	2	15	35	10	20	10
Parnassia palustris L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Pedicularis palustris L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Poa palustris L.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
Potentilla erecta (L.) Raeusch.	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—
Rhynchospora alba (L.) Vahl	+	+	2	+	25	—	+	—	—	—
Scheuchzeria palustris L.	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—
Selanginella selaginoides (L.) C. Mart.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Trientalis europaea L.	—	—	—	+	+	—	+	+	+	+
Листостебельные мхи										
Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens.	+	+	20	5	1	+	—	+	—	10
S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens.	—	—	+	—	—	—	5	—	—	—
S. centrale C. Jens. ex H. Armell et C. Jens.	—	—	—	—	—	40	—	—	10	—
S. contortum Schultz	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—
S. fallax (Klinggr.) Klinggr.	—	—	—			50	—	40	—	—
S. fuscum (Schimp.) Klinggr.	80	+	—	—	—	—	—	—	—	—
S. magellanicum Brid.	+	—	—	—	—	—	—	10	—	—
S. papillosum Lindb.	—	50	80	60	50	—	5	40	—	30

S. platyphyllum (Lindb. ex Braithw.) Sull. ex Warnst.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
S. russowii Warns.	10	+	—	10	1	—	—	+	—	—
S. subfulvum Sjoers	—	—	—	5	10	—	—	—	30	—
S. subsecundum Ness ex Sturm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
S. warnstorfii Russ.	—	—	—	—	1	—	—	—	50	30
Aulacomium palustre (Hedw.) Schwaegr.	—	—	—	+	—	—	—	—	+	1
Calliergon stramineum (Brid.) Kindb.	—	—	—	+	—	—	—	—	+	1
Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Примечание. Латинские названия и авторы видов сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (Черепанов, 1995), листостебельных мхов — по списку М. С. Игнатова и О. М. Афониной (Игнатов, Афонина, 1992). «+» — проективное покрытие меньше 1 %, «—» — растений указанного вида не обнаружено.

30, 35 и 10 % площади участка. Гряды заняты сообществами Carex lasiocarpa + Molinia caerulea – Sphagnum papillosum, а сфагновые ковры, образующие контактную зону между грядами, озерками и мочажинами, — Rhynchospora alba – S. papillosum с синузиями *Molinia caerulea*. В мочажинах обильно произрастают *Carex limosa* и *C. rostrata* Stokes, в озерках встречаются единичные экземпляры *Equisetum fluviatile* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Utricularia intermedia* Hayne, *Carex limosa* и *C. rostrata*.

Второй участок с севера примыкает к первому участку. Его микрорельеф образован сфагновыми кочками и западинами. Кочки заняты сообществами Pinus sylvestris – Empetrum nigrum + Menyanthes trifoliata – Sphagnum magellanicum и Pinus sylvestris – Carex lasiocarpa + Molinia caerulea – Sphagnum centrale + S. fallax. В западинах обычны травяные ценозы Carex lasiocarpa + Menyanthes trifoliata.

Болото Конный мох находится на западе Архангельской обл., в восточной части НП «Водлозерский». Оно расположено на северном побережье оз. Лузского, недалеко от ныне нежилой д. Луза. Сообщества с *Molinia caerulea* были обнаружены нами на топяном грядово-мочажинном участке, сформированном в юго-западной части болота, в 1 км на северо-восток от оз. Лузского. Гряды составляют до 40 % площади участка. Их центральная часть занята фитоценозами Betula nana + Molinia caerulea. По краям гряд представлены сообщества Andromeda polifolia + Menyanthes trifoliata + Baeothryon cespitosum – Sphagnum papillosum, в мочажинах — Carex limosa + Menyanthes trifoliata.

Болото у порога Подсиговец находится в восточной Карелии, на территории юго-восточной части НП «Водлозерский», в 1.5 км на север от ныне несуществующей д. Калакунда. В 100 м от западной части болота, на которой были обнаружены сообщества с *Molinia caerulea*, проходит широкая тропа. В старину на месте тропы существовала конная дорога, связывающая населенные пункты Водлозерья с деревнями Поилексья и южного побережья Белого моря.

Болотный участок с *Molinia caerulea* представляет собой коврово-мочажинную топь. Сфагновые ковры занимают до 70 % площади участка, их растительный покров образуют сообщества Molinia caerulea + Menyanthes trifoliata – Sphagnum papillo-

sum + S. fallax. В мочажинах господствуют Eriophorum polystachion – Sphagnum papillosum + S. majus.

Болото у оз. Пильмасозеро расположено в юго-восточной Карелии, на территории НП «Водлозерский», в 2 км на юг от заброшенной д. Пильмасозеро.

Болотный участок с *Molinia caerulea* занимает северо-западную часть болота. Его поверхность кочковато-мочажинная. Кочки имеют овальную форму, с высотой 0.15 м и размерами в среднем 2.5 на 3 м, они составляют 60 % площади участка. Растительность кочек образуют фитоценозы Carex lasiocarpa + Molinia caerulea – Sphagnum warnstorfii + S. subfulvum. В мочажинах доминируют сообщества Carex lasiocarpa + Eriophorum polystachion.

Болото Тростниковое находится в юго-восточной Карелии, на территории НП «Водлозерский». Участок с *Molinia caerulea* расположен в северной части болота. Он представляет собой облесенную кочковато-мочажинную топь со следами сильного пожара на сухостойных соснах и пнях. Возраст лесного пожара (по устному сообщению сотрудника Института леса Карельского научного центра РАН А. М. Шелехова) не менее 300 лет. Кочки составляют до 60 % площади участка. Растительный покров кочек образован сообществами Pinus sylvestris – Molinia caerulea + Menyanthes trifoliata – Sphagnum papillosum + S. warnstorfii, мочажин — Carex lasiocarpa + Menyanthes trifoliata.

Из-за небольшого количества описаний мы не можем дать более подробную характеристику выделенным сообществам. По нашему мнению, некоторые из них можно отнести к таким ассоциациям, как Molinia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum papillosum, Molinia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum warnstorfii, Baeothryon cespitosum + Molinia caerulea – Sphagnum papillosum, Pinus sylvestris – Calluna vulgaris + Molinia caerulea – Sphagnum fuscum, характерным для карельских аапа болот.

Появление сообществ с *Molinia caerulea* на онежско-печорских аапа болотах обусловлено, вероятно, естественным флорогенезом, в результате которого этот вид растений распространяется по благоприятным для его произрастания мезотрофным и мезоевтрофным болотным участкам. На участках *Molinia caerulea* занимает преимущественно гряды и кочки, сфагновый покров которых образован *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. papillosum* Lindb. или *S. warnstorfii* Russ. — мхами с небольшим годичным приростом (Грабовик, 2002). Связано это с тем, что *Molinia caerulea* — гемикриптофит, и корневая система растения недостаточно приспособлена к функционированию в экотопах с быстро нарастающей сфагновой дерниной. Появлению и расселению *Molinia caerulea* на болотах способствовали, вероятно, лесные пожары. Пожары примерно со второй половины голоцена были одним из ведущих экологических факторов, определяющих структуру и динамику растительного покрова таежной зоны (Громцев, 2000). При этом нередко выгорала растительность заболоченных местообитаний. На территории исследований имеются многочисленные следы прошедших здесь 100—300 лет назад сильных пожаров. Большинство из них начиналось при вольном или невольном участии человека, поэтому особенно много следов пожаров наблюдается вблизи поселений.

Мы считаем, что междуречье рек Илекса и Выг является буферной зоной между карельскими и онежско-печорскими аапа болотами. Западная граница онежско-печорских аапа болот должна проводиться по рекам Онега, Кожа, Илекса, оз. Водлозеро и далее по р. Водла до Онежского озера.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность коллегам по работе Т. И. Бразовской и Е. Л. Талбонен — за участие в сборе полевого материала.

Полевые исследования выполнены при финансовой поддержке TACIS (проект FDRUS 9507) — 1997—1998 гг.; гранта ГЭФ № 11 В/15-99; НП «Водлозерский» — 2000 и 2002 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин В. К., Елина Г. А., Токарев П. Н., Бразовская Т. И. Болотные экосистемы национального природного парка «Водлозерский»: прошлое, настоящее, будущее // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 21—37.

Антипин В. К., Бойчук М. А., Бразовская Т. И., Талбонен Е. Л. Растительный покров болот национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 135—144.

Грабовик С. И. Динамика годичного прироста у некоторых видов *Sphagnum* L. в различных комплексах болот южной Карелии // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 4. С. 62—68.

Громцев А. Н. Ландшафтная экология таежных лесов: теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск, 2000. 144 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1—2). С. 1—85.

Кравченко А. В. Сосудистые растения национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 145—161.

Куликова В. В., Куликов В. С. Геологическая история национального парка «Водлозерский» // Национальный парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 17—48.

Лопатин В. Д. Гладкое болото (торфяная залежь и болотные фации) // Учен. зап. ЛГУ. 1954. № 166. Сер. геогр. наук. Вып. 6. С. 131—142.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.

Юрковская Т. К. Анализ некоторых сфагновых сообществ аапа болот Карелии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 782—793.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 234 с.

SUMMARY

Seven Onega-Pechora aapa mires were found in the basins of the Ileksa and Kozha Rivers. The mire sites of sphagnum communities with *Molinia caerulea* were investigated and described. The communities include Molinia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum papillosum, Molinia caerulea + Carex lasiocarpa – Sphagnum warnstorfii, Baeothryon cespitosum + Molinia caerulea – Sphagnum papillosum, Pinus sylvestris – Calluna vulgaris + Molinia caerulea – Sphagnum fuscum, characteristic only to Karelian aapa mires. The occurrence of communities with *Molinia caerulea* in Onega-Pechora aapa mires is caused by a natural florogenesis, as a result this species is being distributed in favourable mesotrofic and meso-eutrophic mire sites.

An interfluve of the Ileksa and Vyg Rivers is assumed to be a buffer zone between Karelian and Onega-Pechora aapa mires. The western border of Onega-Pechora aapa mires should be drawn along the Onega, Kozha, Ileksa Rivers, Vodlozero Lake and then along the Vodla river up to Onego Lake.

УДК 582.4/.9.02 + 582.4/.9 : 574.21 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© Г. К. Зверева

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ТУВЫ ПРИ ПОВТОРНОМ ОТРАСТАНИИ

G. K. ZVEREVA. ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL CHARACTERS OF THE TUVA STEPPE PLANTS AT REPEATED AFTER-GROWING

ГНУ Сибирский НИИ кормов СО РАСХН
630501 Новосибирская обл., пос. Краснообск
Факс (383-2)48-39-11
E-mail: labsp@ngs.ru
Поступила 13.03.2002
Окончательный вариант получен 05.05.2003

Проведен комплексный анализ повторного отрастания степных растений Центральной Тувы, различающихся по способам формирования отавы, кормовым качествам и строению листовых пластинок. Формирование надземной фитомассы отавы рассмотрено в связи с эколого-биологическими особенностями повторно отрастающих побегов. Показаны направленность и степень изменчивости количественных признаков в зависимости от частоты и длительности воздействия укосов. Выявлены пути компенсационных адаптаций в структуре ассимиляционного аппарата отрастающих листьев при разных режимах отчуждения надземной массы.

Ключевые слова: повторное отрастание, фитомасса, мезофилл, фитосинтетический аппарат, хлорофилл, водный режим.

В естественных условиях существования растения степей подвергаются стравливанию, и поэтому практически не обходятся без включения регенерационных процессов. Многократное использование растительности основано на отавности растений, т. е. на их способности восстанавливать в той или иной степени отчужденную путем скашивания или стравливания надземную массу (Конюшков, 1947). Таким образом, отавность — это биологическое свойство растений и рассматривать ее следует как частное проявление регенерации в определенных экологических условиях.

Ввиду большого хозяйственного значения изучению отавности посвящено множество работ, в подавляющем большинстве которых основное внимание уделялось особенностям формирования массы отавы при разных сроках, высоте и количестве укосов (Конюшков и др., 1935; Вощинин, 1935; Андреев, 1937; Танфильев, 1939; Тужихин, 1939, и др.). Начало установления взаимосвязей между отавностью и эколого-биологическими показателями растений было положено работами И. В. Ларина (1936, 1937), С. П. Смелова (1936, 1937) и др.

Исследования повторного отрастания растений степей Сибири (Горшкова, 1962; Полюшкин, Горшкова, 1979; Ревякина, 1982; Горшкова, Монгуш, 1992; Елесова, 1992, и др.) выявили более низкие темпы накопления массы отавы в Туве, что связывается с недостаточным увлажнением и краткостью вегетационного периода.

В целом при изучении отавности мало внимания уделялось эколого-физиологическим аспектам повторного отрастания, основные изменения структуры и метаболизма после частичной дефолиации выявлялись преимущественно на примере культурных видов (Львов, Березнеговская, 1934; Карпилов, 1962; Мокроносов, Иванова, 1971, и др.). Именно поэтому нам представляется важным более детальное исследование экологии повторно отрастающих степных пастбищных растений на фоне изменений их продуктивности в условиях континентального и засушливого климата.

В предлагаемой работе представлено комплексное обобщение воздействия низких укосов на степные растения; некоторые аспекты отавности были рассмотрены нами ранее (Зверева, 1989, 1991, 1994, 1995, 1996, 2000, и др.).

Материал и методика исследований

Исследования проведены в Центральной Туве в 1984—1992 гг. в сообществах настоящей степи, расположенных на правобережье р. Хадын и близ г. Кызыл. Способность к повторному отрастанию растений изучена на примере 7 видов типичных представителей степных ассоциаций: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Achnatherum splendens*, *Carex pedifomis*, *Iris humilis*, *Artemisia frigida*, *Phlomis tuberosa*, различающихся по способам формирования отавы, степени поедаемости, кормовым качествам и строению листовых пластинок.

Основной (первый) укос проводился преимущественно в первой декаде июня. Растения срезались на высоте 1.0—2.5 см от поверхности почвы (пастбищный режим), при этом удалялось примерно 90 % надземной фитомассы особи. Полученные данные для отавы сопоставляли с показателями основного укоса, а также с характеристиками неповрежденных растений.

В опытах изучено восстановление растений после однократного срезания побегов, а также влияние на отрастание частоты отчуждения в течение одного или нескольких сезонов вегетации.

В течение одного сезона отросшие побеги отавы срезали с интервалом в 5 дней до 8 раз, 10 дней — до 4 раз (частое отчуждение), 20 дней — 3 раза, 30 и 40 дней — по 2 раза. У части особей укосы проводили в течение 5 лет с периодами один месяц — 3 раза за сезон и два месяца — 2 раза за сезон. В пределах одного варианта срезания этикетировались 15—20 хорошо развитых взрослых генеративных особей, лишь у *Phlomis tuberosa* анализировались четырехлистные вегетативные побеги.

Накопление надземной фитомассы отавы определяли в абсолютно сухой массе. Перед каждым укосом у опытных растений измеряли высоту и подсчитывали число побегов. У *Stipa pennata* и *Carex pediformis* один раз в 5—10 дней производилось измерение длины листовых пластинок.

Изучение анатомического строения и мезоструктуры пластидного аппарата проводили на срезах, сделанных из свежих и фиксированных в смеси Гаммалунда листьев. Для определения количественных показателей ассимиляционного аппарата использовались подходы, предложенные рядом авторов (Годнев, Судник, 1956; Possingham, Saurer, 1969; Горышина и др., 1975; Мокроносов, Борзенкова, 1978, и др.). Анатомические характеристики растущих листьев опытных особей сопоставляли с теми же листьями неповрежденных растений. У злаков, касатика и осоки в опыте и на контроле анализировались одни и те же участки листовых пластинок.

Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрическим методом в модификации Z. Šestak (1971) и рассчитывали на сырую массу, а также на один хлоропласт.

Содержание воды в листьях и корневых системах определяли в процентах к сырой массе гравитометрическим методом в дневные часы, интенсивность транспирации — методом быстрого взвешивания побегов (Иванов и др., 1950) с 3-минутной экспозицией, экспериментально найденной для степных растений (Копытова, Горшкова, 1977).

Реальный водный дефицит определяли в полуденные часы методом O. Stoker (1929) в модификации J. Čatský (1962), интенсивность расходования водного запаса срезанными побегами — по А. А. Ничипоровичу (1926).

Водорастворимые углеводы определяли фотоколориметрически с антроновым реактивом, общее содержание азота — методом Кьельдаля (Методы..., 1972). Полученные материалы обработаны статистически общепринятыми методами (Плохинский, 1978).

Результаты исследований

По степени устойчивости к периодическому отчуждению различают хорошо, умеренно и слабо отрастающие растения. Изученные нами травянистые многолетники характеризуются хорошей и умеренной отавностью, что, вероятно, связано с полициклическим типом их надземных побегов, розеточными и полурозеточными формами роста, при которых у отчуждаемых побегов сохраняется большая ассимиляционная поверхность по сравнению с безрозеточными видами. Важное значение имеет большой запас почек в зоне возобновления, особенно характерный для дерновинных злаков и осок.

Повторное отрастание плотнодерновинных злаков, короткокорневищных осок и касатиков происходит за счет продолжения роста укороченных вегетативных побегов путем удлинения поврежденных срезом, но еще не закончивших рост листовых пластинок и образования новых листьев из листовых зачатков на конусе нарастания, а также за счет формирования новых побегов из почек зоны возобновления. Преобладание того или иного типа отрастания зависит от видовой принадлежности, режима укосов и метеоусловий сезона вегетации.

Так, после однократного раннелетнего укоса побегообразование выражено слабо, лишь в особо влажные годы отмечается развитие новых побегов в течение 3—4 декад после среза. При интервалах между укосами в 5 и 10 дней отрастают преимущественно поврежденные срезом листовые пластинки; формирование очередных, более молодых листьев на побеге замедляется. При срезании растений в течение сезона вегетации через 20 дней вновь формирующиеся побеги редки, при укосах с интервалами в 30 и 40 дней их больше, особенно во второй отаве, когда они составляют 10—25 %. Периодическое отчуждение растений в течение нескольких лет вызывает постепенное сокращение доли новых побегов, что, по-видимому, отчасти обусловлено снижением числа формирующихся почек в зоне возобновления, облиственность побегов при этом уменьшается.

Отава *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa* формируется за счет роста оставшихся после среза листьев и их частей, а также за счет развития новых побегов из почек зоны возобновления. Частые укосы этих видов способствуют разрастанию оставшихся после срезов листовых пластинок, увеличение интервала между укосами до 30—40 дней усиливает формирование новых побегов. При низком срезании растений в течение нескольких лет ослабление жизненности особей сопровождается постепенным снижением количества отрастающих побегов, что, вероятно, может быть связано с уменьшением запаса почек в зоне возобновления. Отметим пониженную энергию отрастания при подобных укосах у *Artemisia frigida*, что, вероятно, частично связано с повреждением пазушных почек нижних листьев, из которых развивается основное число побегов после среза.

Многими авторами отмечалось снижение темпов накопления отавы с увеличением числа отчуждений (Танфильев, 1939; Мусатова, 1939; Пешкова, 1979; Busso

и др., 1989, и др.), в то же время имеются сведения об ускоренном (Sweet, Wareing, 1966; Багаутдинова, 1985) или неизменном (Киршин, 1977) росте отдельных листьев после дефолиации. Наши опыты свидетельствуют о том, что повторные низкие срезания степных многолетников нередко вызывают усиление роста оставшихся поврежденных листовых пластинок, но постепенное уменьшение скорости их прироста, торможение формирования очередных листьев более высоких порядков, а также сокращение числа отросших побегов и гибель отдельных особей в целом постепенно замедляют темпы отрастания отавы, причем степень этого снижения зависит от режима укосов и видовых особенностей растений.

В целом в условиях Центральной Тувы интенсивность накопления массы отавы ниже по сравнению с другими степными районами страны, о чем свидетельствует сопоставление полученных нами материалов для *Stipa pennata* и *Carex pediformis* с данными для Юго-Восточного Забайкалья и Центральной Кулунды (Полюшкин, Горшкова, 1979; Елесова, 1992).

Несмотря на то что рассматриваемые виды растений различаются по темпам формирования отавы и устойчивости к многократным укосам, у них выявляются общие эколого-биологические особенности при повторном отрастании, зависящие от режима отчуждения.

Однократное низкое срезание степных растений мобилизует имеющиеся ресурсы корневой системы на более быстрое восстановление утраченной зеленой массы. Отметим, что активация процессов биосинтеза наиболее интенсивна в течение 10—20 дней после укоса. Так, в первую декаду после отчуждения возрастает оводненность листьев отавы относительно неповрежденных растений максимально на 20—35 %; в 1.1—1.8 раза увеличиваются транспирационные потери влаги. Ускорение темпов завядания отрастающих побегов, возможно, свидетельствует об изменении качественного состава воды в сторону увеличения доли «свободной воды», считающейся наиболее активной частью влаги, повышенное содержание которой усиливает ростовые и синтетические процессы (Петинов, 1963; Гусев, 1969; Алексеев, 1971, и др.). Наблюдаемое повышение водного дефицита может быть обусловлено повышенной гидрофильностью тканей и усиленной тратой воды на транспирацию и биосинтетические реакции (табл. 1).

Удаление большей части надземной фитомассы вызвало количественное увеличение азота, стимулирующего рост, и снижение уровня растворимых углеводов, служащих важным источником энергетического и пластического материала. Содержание хлорофилла в листьях (расчет на сырую массу) в первую декаду формирования отавы в основном понижено в среднем на 20—60 %, что может быть отчасти связано с уменьшением его синтеза в связи с использованием сахаров на ростовые процессы. Концентрация пластид в отрастающих листьях в целом немного возрастает в первые 10—20 дней после укоса, главным образом вследствие сокращения размеров и уплотнения ассимиляционных клеток.

На примере *Stipa pennata* и *Carex pediformis* были выявлены более быстрые темпы удлинения листовых пластинок в опыте по сравнению с неповрежденными растениями в первую декаду после укоса, при этом немного сокращались размеры ассимиляционных клеток и до 65 % возрастала плотность их упаковки в листе, что, вероятно, обусловлено первоначальным преобладанием процессов клеточных делений. Отметим также более быстрое развитие очередных, не тронутых срезом листьев опытных побегов *Stipa pennata*.

В целом темпы накопления надземной фитомассы в расчете на 1 побег и на 1 см^2 поверхности особи ниже у отавы по сравнению с контрольными растениями (рис. 1). Это отчасти связано с формированием более тонких листьев в отаве, а также с обра-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика отрастающих листьев степных растений Тувы после низкого однократного укоса (% к контролю)

Вид	Число в 1 см² листа		Содержание хлорофилла		Содержание воды	Среднедневная интенсивность транспирации	Потеря воды срезанными побегами за 4 ч завядания	Реальный водный дефицит	Содержание	
	клеток хлоренхимы	хлоропластов	в листе (расчет на сырую массу)	в хлоропласте					общего азота	растворимых углеводов
Stipa pennata	103/89	101/98	72/120	83/93	129/118	182/111	121/114	269/108	154/134	57/114
Festuca valesiaca	150/109	142/102	85/109	Нет данных	107/94	130/90	124/91	89/106	Нет данных	Нет данных
Carex pediformis	160/105	155/97	46/105	45/82	109/96	130/93	113/105	203/102	90/106	94/111
Artemisia frigida	104/88	106/92	107/151	102/140	103/106	116/107	187/112	286/169	128/135	115/86
Phlomis tuberosa	235/112	160/116	64/114	64/100	108/103	138/89	114/101	131/192	132/96	113/148

Примечание. В числителе — данные через 5 дней, в знаменателе — через 30 дней после срезания, 1987 г.

ТАБЛИЦА 2

Влияние частого низкого срезания побегов на эколого-физиологические показатели степных растений Тувы (% к контролю)

Вид	Число в 1 см² листа		Содержание хлорофилла		Содержание воды в листьях	Среднедневная интенсивность транспирации	Потеря воды срезанными побегами за 4 ч завядания	Реальный водный дефицит	Содержание	
	клеток хлоренхимы	хлоропластов	в листе (расчет на сырую массу)	в хлоропласте					общего азота в листьях	водорастворимых углеводов в корнев. системах
Stipa pennata	91	78	99	138	140	229	186	283	170	67
Carex pediformis	90	84	66	67	121	146	143	364	Нет данных	64
Artemisia frigida	105	108	160	Нет данных	115	482	232	177	128	35

Примечание. Приведены данные шестой отавы, срезаемой с интервалом в 5 дней, 1987 г.

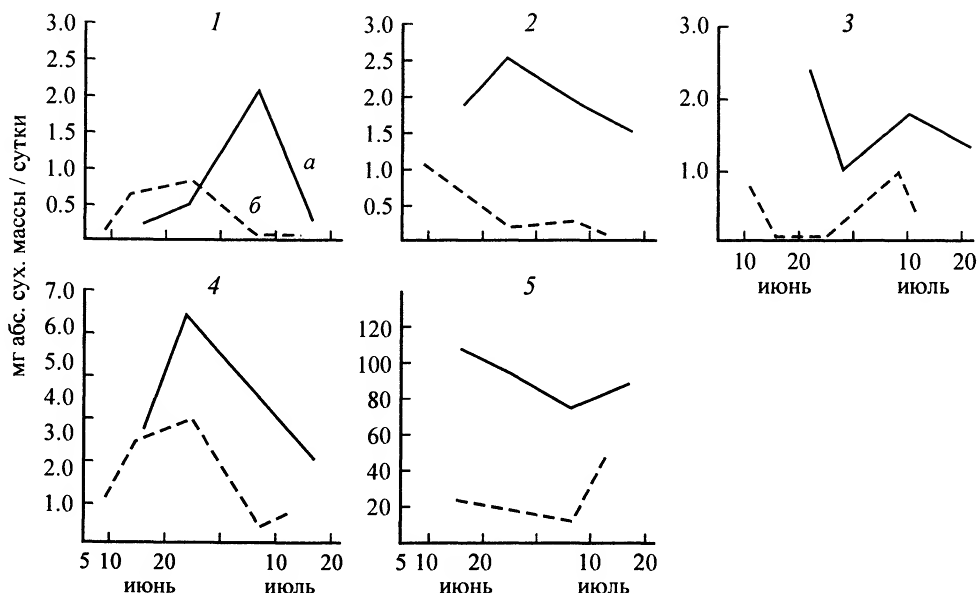


Рис. 1. Интенсивность накопления надземной фитомассы у неповрежденных растений (*а*) и отрастающих после низкого отчуждения побегов (*б*) в условиях Центральной Тувы, 1987 г.

1 — Artemisia frigida; *2 — Carex pediformis*; *3 — Festuca valesiaca*; *4 — Stipa pennata*; *5 — Phlomis tuberosa*. У *Carex pediformis* и *Phlomis tuberosa* прирост рассчитывался на 1 побег, у остальных видов — на 1 см² поверхности особи.

зованием генеративных побегов у неповрежденных дерновинных злаков и *Artemisia frigida* в отличие от низкосрезанных и с более быстрым ростом черешков листьев контрольных вегетативных побегов *Phlomis tuberosa*.

Таким образом, однократное низкое срезание степных растений вызывает резкие изменения структурных и эколого-физиологических характеристик растущих листьев. По мере роста отавы более быстро достигали контрольного уровня количественные показатели структуры листа и его пластидного аппарата, а более медленно — характеристики водного режима, но и их приближение к данным неповрежденных особей происходило, когда накопление отрастающей зеленой массы еще не достигало уровня основного укоса. В средние по погодным условиям годы продуктивность степных растений, отрастающих в течение четырех декад после раннелетнего низкого срезания, в основном не достигает исходной и колеблется в пределах 25—80 % от основного укоса.

При частом отчуждении побегов растения отличаются малой зеленой массой, процесс накопления которой прерывается через 5 или 10 дней. В этих условиях большую роль играют мощность корневой системы, ее способность усиливать поступление воды и минеральных веществ, а также снабжать надземную часть метаболитами, необходимыми, в частности, для синтеза хлорофилла.

Частое удаление ассимилирующей поверхности приводит к сохранению в растительном организме резкого превышения корневой массы в течение довольно длительного времени, что способствует возрастанию оводненности, скорости завядания и интенсивности транспирации отрастающих листьев (табл. 2). В этом случае опытные побеги превосходили контроль по влажности в 1.1—1.5 раза, по темпам обезвоживания при завядании — в 1.4—3.0 раза, по среднедневным значениям транспирации — в 1.3—2.3 раза. Листья частосрезаемых особей отличаются более широким диапазоном дневных отклонений оводненности тканей, кривая дневного

хода их транспирационных потерь часто не синхронна контрольным изменениям, имеет особенно пульсирующий многовершинный характер. Но несмотря на возросшую влажность, водный дефицит опытных растений увеличивается в 2.0—4.5 раза, что, вероятно, обусловлено усиленной тратой воды на транспирацию и на биосинтетические реакции, о чем может свидетельствовать также резкое повышение азота в надземной части (на 28—150 %).

Содержание растворимых углеводов в листьях и корневых системах степных растений понижено. Обеднение сахарами при резком увеличении уровня азота, вероятно, частично обусловливает колебательные изменения количества хлорофилла как в листе, так и в одном хлоропласте. Уменьшение размеров хлоренхимных клеток, толщины листа и в большинстве случаев небольшое сокращение числа пластид в клетке по мере отчуждения в основном способствуют сохранению или возрастанию концентрации хлоропластов в единице листовой поверхности.

Масса часто срезаемой отавы снижается за счет уменьшения числа и высоты отросших побегов. Более детальные наблюдения за *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca* и *Carex pediformis* выявили, что снижение массы их отрастающих побегов происходило за счет подавления формирования очередных, более молодых, листьев и уменьшающихся темпов прироста оставшихся после укоса растущих листьев, а также за счет появления более тонких листовых пластинок. Частые укосы *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa* в основном последовательно снижают темпы растяжения ассимиляционных клеток, что также может свидетельствовать о постепенном замедлении роста опытных особей.

При трехкратном низком отчуждении растений с интервалом в один месяц в течение одного сезона вегетации масса первой отавы составляет 22—63 % от основного укоса, масса второй значительно ниже — 4—17 %. При этом уменьшаются число и высота отросших побегов. Снижение продуктивности сопровождается небольшим возрастанием оводненности и повышением на 17—75 % концентрации азота в листьях отавы. Содержание растворимых углеводов в листьях опытных растений восстанавливается до уровня неповрежденных особей или даже превышает его. Повышенное содержание азота и сахаров, вероятно, отчасти способствует небольшому увеличению концентрации хлорофилла в листьях второй отавы. Вместе с тем листья опытных и контрольных растений были близки по размерам хлоренхимных клеток и по плотности заполнения их клетками и хлоропластами. Вероятно, при таком режиме укосов нарушения процессов накопления надземной и подземной продукции еще не столь глубоки, чтобы вызвать изменения в количественной структуре листа.

Низкое срезание степных растений с периодом в один месяц в течение нескольких лет приводит к резкому уменьшению надземной массы отав, главным образом за счет снижения числа и высоты отрастающих побегов, а также за счет возрастающей гибели отдельных особей. Более подробные наблюдения за *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens* и *Carex pediformis* позволили выявить еще и подавление развития очередных листьев в опытных побегах.

При подобном режиме отчуждений изменения в надземной сфере скорее всего связаны с отмеченными ранее Смеловым (1966) отклонениями в росте и развитии корневых систем, такими как уменьшение их мощности, глубины проникновения, поглощающей способности и функциональной активности. Так, у опытных растений практически не возрастает оводненность листьев, но их водные запасы достаточно подвижны (табл. 3). Об этом свидетельствуют широкий размах дневных отклонений содержания воды, повышенная интенсивность транспирации, более быстрые темпы завядания. С ростом числа укосов у многих видов увеличиваются

транспирационные потери влаги и скорости ее отдачи срезанными побегами, что, вероятно, обусловлено уменьшающейся структурированностью воды. Более высокий реальный водный дефицит у опытных особей может быть обусловлен повышенной гидрофильностью тканей их листьев.

В отрастающих листьях отавы содержание растворимых углеводов в основном понижалось, количество азота приближалось к контролю или было меньше его.

При пониженном уровне основных веществ формируются более тонкие листья с мелкими, плотно сомкнутыми ассимиляционными клетками, в которых уменьшено число хлоропластов. Отметим замедленный рост листьев в толщину, требующий больших энергетических затрат. В результате у *Artemisia frigida* основные изменения в количественной структуре листьев связаны, прежде всего, с уменьшением объема палисадной клетки, у которой сокращается высота, но имеет тенденцию к увеличению диаметр. Ввиду этого плотность хлоропластов в единице листовой поверхности практически не повышается, что может свидетельствовать об ослаблении проявления компенсаторных механизмов при резком сокращении ее массы отавы. У отав *Stipa pennata* и *Achnatherum splendens* наблюдается снижение насыщенности пластидами единицы листовой поверхности на 30—35 %, что не только не возмещает их убыль, но и способствует дальнейшему уменьшению запаса хлоропластов в растениях. И только у более устойчивых к усиленному выпасу *Carex pediformis* и *Iris humilis* в основном сохранилась стабильная тенденция к компенсации срезанной зеленой массы за счет возрастания концентрации хлоропластов в отрастающих листьях.

Низкие укосы в течение 2—3 сезонов еще не выявили общих закономерностей по количественному накоплению хлорофилла в листьях, характерных для всех изученных видов. Дальнейшее отчуждение вызывает возрастание уровня зеленых пигментов в листьях и хлоропластах в среднем на 20—80 %, особенно у последних единично развитых побегов.

ТАБЛИЦА 3

Влияние многократного отчуждения побегов на эколого-физиологические характеристики листьев степных растений Тувы (% к контролю)

Вид	Число в 1 см² листа		Содержание хлорофилла		Содержание воды	Среднедневная интенсивность транспирации	Потеря воды срезанными побегами за 4 ч завядания	Реальный водный дефицит	Содержание	
	клеток хлоренхимы	хлоропластов	в листе (расчет на сырую массу)	в хлоропласте					общего азота	растворимых углеводов
Stipa pennata	87	70	120	169	91	170	120	276	83	71
Achnatherum splendens	78	72	176	122	98	Нет данных	102	92	85	64
Carex pediformis	105	109	150	117	105	118	143	162	104	78
Iris humilis	121	115	94	95	102	143	130	100	91	70
Artemisia frigida	83	95	148	139	106	142	139	213	89	64

Примечание. Приведены данные срезания побегов с интервалом в один месяц 3 раза за сезон: для *Artemisia frigida* — 3-го года, для остальных видов — 4-го года опыта.



Рис. 2. Особенности проявления частичной компенсации утраченной ассимиляционной поверхности у растений степей Центральной Тувы при срезании надземной массы.

Таким образом, при резком снижении зеленой массы отав после многократного низкого отчуждения в течение нескольких лет, когда от многолетних особей степных растений отрастают лишь единичные невысокие побеги, компенсационные адаптации, направленные на увеличение фотосинтеза, проявляются, главным образом, в повышении концентрации хлорофилла в листьях за счет возрастания его количества в хлоропластах. При этом у более устойчивых видов дольше сохраняется способность к численному увеличению пластид в единице листовой площади, у менее приспособленных их плотность в отрастающих листьях снижается.

В целом, в зависимости от периодичности и длительности воздействия низких укосов у степных растений на уровне клетки и листа проявляются разные тенденции к частичной компенсации утраченной ассимиляционной поверхности (рис. 2). По мере уменьшения темпов накопления массы отавы у растений снижается способность к возмещению утраченного пластидного запаса, более быстро — у менее приспособленных видов. В то же время наблюдается тенденция к компенсации убыли зеленых пигментов за счет возрастания их массы в хлоропластах.

Подводя итоги, отметим, что устойчивость степных растений к периодическому срезанию надземной массы обеспечивается их биоморфологическими и экологическими особенностями, такими как розеточная и полурозеточная формы роста, большой запас почек в зоне возобновления, хорошо развитая корневая система, а также быстрым формированием структуры листа и его пластидного аппарата, интенсивными темпами восстановления водного режима. Вместе с тем при повторном отрастании растений, различающихся по жизненным формам, способам формирования отавы и устойчивости к отчуждению надземной массы, проявляется одинаковая направленность изменений количественных эколого-физиологических признаков, зависящая от высоты, частоты и длительности воздействия укосов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. М. О молекулярной структуре внутриклеточной воды и ее возможном физиологическом значении // Состояние воды и водный обмен у культурных растений. М., 1971. С. 11—23.

Андреев Н. Г. Урожайность сенокосных угодий при различных сроках скашивания // Проблемы животноводства. 1937. № 6. С. 1957—1960.

Багаутдинова Р. И. Морфофизиологические корреляции и функциональная целостность растительного организма // Физиология картофеля. Свердловск, 1985. С. 36—51.

Вощинин П. А. К методике изучения отавности пастбищных растений и травостоев // Сенокосы и пастбища. М., 1935. Вып. 1. С. 171—201.

Годнев Т. Н., Судник Н. С. О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима // Физиол. раст. 1956. № 3. Вып. 4. С. 352—354.

Горшкова А. А. Продуцирование зеленой массы растениями и фитоценозами в течение сезона // Тр. Вост.-Сиб. биол ин-та СО АН СССР. Ботаника. 1962. Вып. 1. С. 100—113.

Горшкова А. А., Монгуш Л. Т. Степные пастбища Центральной Тувы (Улуг-Хемская котловина). Кызыл, 1992. 109 с.

Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г. Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности // Экология. 1975. № 5. С. 15—22.

Гусев А. Н. Современные представления о структуре воды и белковых веществ и об их связи с изучением водного режима растений // Водный режим с.-х. раст. М., 1969. С. 72—93.

Елесова Н. В. Отавность основных кормовых растений Центральной Кулунды // Современные вопросы кормопроизводства. Новосибирск, 1992. С. 161—171.

Зверева Г. К. Влияние многократных отчуждений на продуктивность и содержание пигментов у степных растений Тувы // Сенокосы и пастбища Сибири. Новосибирск, 1989. С. 131—138.

Зверева Г. К. Влияние низких отчуждений на продуктивность отав степных растений Тувы // Резервы производства и улучшения качества кормов в Сибири. Новосибирск, 1991. С. 66—74.

Зверева Г. К. Влияние многократных низких отчуждений на содержание хлорофилла в листьях степных растений Тувы // Корма и их производство в Сибири. Новосибирск, 1994. С. 132—141.

Зверева Г. К. Влияние отчуждений надземной фитомассы на содержание азота и водорастворимых углеводов у степных растений Тувы // Сиб. вестн. с.-х. наук. 1995. № 3—4. С. 65—71.

Зверева Г. К. Особенности структуры листьев степных злаков при низком срезании побегов // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 87—95.

Зверева Г. К. Биологические особенности и повторное отрастание растений степей Центральной Тувы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1998. 32 с.

Зверева Г. К. Особенности формирования надземной фитомассы у степных плотнодерновинных злаков Тувы при повторном отрастании // Сиб. вестн. с.-х. наук. 2000. № 1—2. С. 81—86.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Карпилов Ю. С. Влияние уменьшения ассимиляционной площади и условий азотно-фосфорного питания в начале вегетации на некоторые физиологические процессы и урожайность кукурузы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1962. 18 с.

Киршин И. К. Рост листьев многолетних злаков // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1977. С. 17—35.

Конюшков Н. С. Проблема рационального использования пастбищ и сенокосов // Вопросы кормодобывания. М., 1947. С. 109—119.

Конюшков Н. С., Михайлова Е. Ф., Михайлова А. Ф. Отавность многолетних луговых растений // Сенокосы и пастбища. М., 1935. Вып. 1. С. 145—151.

Копытова Л. Д., Горшкова А. А. Запас воды в сообществах и расход на транспирацию растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 53—95.

Ларин И. В. Очередные задачи геоботанических исследований кормовых площадей // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 2. С. 244—252.

Ларин И. В. Сроки сенокошения // Проблемы животноводства. 1937. № 6. С. 62—73.

Львов С. Д., Березнеговская Л. Н. К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса и производимых ломок // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1934. Сер. 4. Вып. 1. С. 135—170.

Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова и др. Л., 1972. 456 с.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. ботан., генет. и селек. 1978. Т. 61. Вып. 3. С. 119—133.

Мокроносов А. Т., Иванова Н. А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений // Физиол. раст. 1971. Т. 18. Вып. 4. С. 668—676.

Мусатова К. М. Динамика массы, питательность веществ и отавность растительности основных типов пастбищ и сенокосов лесостепной зоны Западно-Сибирского края // Бот. журн. 1939. Т. 24. № 2. С. 135—156.

Ничипорович А. А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания // Опытная агрономия Юго-Востока. 1926. Т. 3. Вып. 1. С. 79—92.

Петинов Н. С. Взаимосвязь водного режима и некоторых физиологических процессов растений с их продуктивностью в условиях различного водоснабжения // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963. С. 3—22.

Пешкова Н. В. Восстановление некоторых *Cyperaceae* после зоогенных и антропогенных повреждений // Тр. Ин-та экол. раст. и животн. 1979. Вып. 125. С. 27—31.

Плохинский Н. А. Математические методы в биологии. М., 1978. 264 с.

Полюшкин А. П., Горшкова А. А. Способность степных пастбищных растений к повторному отрастанию // Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск, 1979. С. 50—116.

Ревякина М. П. Способность пастбищных растений к повторному отрастанию // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 129—132.

Смелов С. П. Теоретические основы лугопастбищного хозяйства // Проблемы животноводства. 1936. № 11. С. 3—18.

Смелов С. П. Методы изучения отавности растений на сенокосах и пастбищах // Проблемы животноводства. 1937. № 8. С. 155—157.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М., 1966. 367 с.

Танфильев В. Г. О влиянии выпаса на степные злаки // Советская ботаника. 1939. № 3. С. 100—105.

Тужихин Г. А. Наблюдения над отавностью многолетних трав // Советская ботаника. 1939. № 4. С. 111—126.

Busso C. A., Mueller R. J., Richards J. H. Effects of drought and defoliation of bud viability in two caespitose grasses // Ann. Bot. 1989. Vol. 63. N 4. P. 477—485.

Čatský I. Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves // Biol. Plant. Praha. 1962. N 4. P. 306—314.

Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. N 2. P. 186—194.

Šestak Z. Determination of chlorophylls *a* and *b* // Plant photosynthetic production. Hagua, 1971. P. 672—701.

Stocker O. Über die Höhe das Wasserdefizits bei Pflanzen verschiedener Standorte // Erdiszeit Kiszeletek. 1929. Bd 31. S. 104—114.

Sweet G. B., Wareing P. F. Role of plant growth in regulating photosynthesis // Nature. 1966. Vol. 210. N 5031. P. 77—79.

SUMMARY

The complex analysis of the capacity for repeated after-growing was carried out in 7 typical species of the Central Tuva steppe associations. Some ecological and biological characters (anatomy and structure of the leaf plastide apparatus, content of chlorophyll, hydrosoluble carbohydrates and general nitrogen, some features of water regime) fromation of the over-ground phytomass. The direction and extent of variability of quantitative features, depending on the frequency and the duration of cut effect, are shown. Some ways of partial compensation of the lost assimilatory surface are shown too.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26 (268.42)

© Р. М. Гогорев

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДА *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) БЕЛОГО МОРЯ. 2. ПОДРОД *CHAETOCEROS*, СЕКЦИИ *PERUVIANI* И *CONVOLUTI*

R. M. GOGOREV. THE TAXONOMIC REVIEW OF THE GENUS *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) OF THE WHITE SEA. II. SUBGENUS *CHAETOCEROS*, SECTIONS *PERUVIANI* AND *CONVOLUTI*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 19.08.2003

Приведены расширенные диагнозы 3 видов *Chaetoceros*, уточнен и дополнен диагноз секции *Peruviani*, предложена новая секция *Convoluti*. Форма *C. concavicornis* f. *volans* восстановлена в ранге вида, форма *C. borealis* f. *varians* рассматривается как синоним *C. volans*. Впервые приведены электронно-микроскопические данные по морфологии этого вида. Обсуждаются вопросы морфологии и таксономии, а также особенности идентификации видов *C. concavicornis*, *C. volans*, *C. convolutus*.
Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Chaetoceros*, подрод *Chaetoceros*, секция *Peruviani*, *Convoluti* sect. nov., таксономия, морфология, распространение, Белое море.

Настоящая статья является 2-й в серии работ, посвященных изучению рода *Chaetoceros* Белого моря. В ней представлены результаты изучения 3 видов, относящихся к секциям *Peruviani* и *Convoluti* подрода *Chaetoceros*. Проведены сравнение и анализ собственных и литературных данных по морфологии, таксономии, экологии и распространению данных видов. Приведены уточненные и расширенные описания секции *Peruviani* и изученных видов, предложена новая секция *Convoluti*. При описании морфологии и экологии видов использованы преимущественно собственные данные, при указании распространения видов в Белом море широко привлечены литературные данные (ссылки даны на основные публикации).

Диагнозы видов *Chaetoceros* составлены по схеме стандартных диагнозов таксонов диатомовых водорослей (Anonymous, 1975; Предложения..., 1977). Использована терминология, предложенная в работах «Предложения...» (1977), Р. Росс и др. (1983), «Диатомовые водоросли...» (1988), а также ряд терминов, предложенных J. Rines, P. Hargraves (1988) и D. Hernández-Becerril (1996) для рода *Chaetoceros* и уточненных в предыдущей публикации (Гогорев, 2003). Для каждого вида приводятся первоисточник описания и библиография работ, содержащих иллюстрации и наиболее полные описания (работы с иллюстрациями, полученные с помощью ЭМ, отмечены *), изображение, основные синонимы, оригинальные данные по встречаемости и обилию, пространственному и сезонному распространениям в Белом море, по температурным и солнечным диапазонам, при которых эти виды обнаружены, географическая характеристика и данные по распространению в Мировом океане.

Результаты и обсуждение

Секция *Peruviani* Hernández-Becerril, 1996, emend. Gogorev

Клетки разностворчатые, одиночные или в цепочках. Центральный вырост расположен эксцентрично. Щетинки грубые, направлены к одному концу цепочки. Верхние конечные щетинки обычно отличаются от прочих по структуре.

Тип: *Chaetoceros peruvianus* Brightwell

Chaetoceros concavicornis Mangin (табл. I; II, *1—7*)

Mangin, 1917 : 770, figs 5—7; Hustedt, 1921, pl. 342, fig. 1; 1930 : 665, fig. 376; Lebour, 1930 : 122, fig. 88; Gran, Angst, 1931 : 469, fig. 50; Cupp, 1943 : 109, fig. 66a—c; Усачев, 1946 : 381; Cleve-Euler, 1951 : 96, fig. 182a—c; Brunel, 1962 : 90, pl. 12, figs 1—5; Hendey, 1964 : 122, pl. 9, fig. 1; Evensen, Hasle, 1975* : 158, figs 15—22; Бондарчук и др., 1985* : 90, табл. 7, рис. 37, 38, 40, 41 (non рис. 39); Hasle, Syvertsen, 1996 : 199, pl. 40; Hernández-Becerril, 1996* : 21, pl. 15, fig. 4 (non fig. 5); Hernández-Becerril, Granados, 1998 : 510; Гогорев, Макарова, 1999*, табл. 2, рис. 5—8. — *C. criophilus* aust nonnul. (non Castracane, 1886 : 78); Peragallo H., Peragallo M., 1897—1908 : 476, pl. 126, figs 2, 3; Gran, 1904 : 532, fig. 3; 1905 : 71, fig. 85; Okamura, 1907 : 90, figs 33—37; Meunier, 1910 : 215, pl. 24, figs 10—14; 1913 : 12, pl. 1, figs 3—5; Chu, Kuo, 1957 : 77. fig. 31.

Цепочки короткие (2—11 клеток, обычно 3—6), прямые, иногда скрученные вокруг оси. Клетки 12—41 мкм шир., 20—42 мкм выс. Хлоропласты округлые. Панцири разностворчатые: верхние створки заметно выпуклые, нижние плоские, почти прямоугольные. Окна маленькие, довольно высокие, 3.0—5.5 мкм выс., сильно изменчивые по форме, обычно высоко или широко округло-трапециевидные. Поясок слабо окремненный, узкий или широкий, либо отсутствует.

Створки от эллиптических до округлых. Загиб створки высокий, 1/4—1/2 высоты клетки, с небольшим желобком по краю. Граница между загибом створки и пояском прямая, четкая или незаметная. На лицевой части створки редкие, нерегулярно разбросанные, слабо заметные поры, иногда в центре между пристворочными частями щетинок едва видимые ребрышки, расположенные параллельно апикальной оси. Центральный вырост эксцентрично расположенный, изменчивый по форме с наружной поверхности, обычно в виде короткой уплощенной трубки, с щелевидным отверстием на конце, 0.6—1.3 мкм шир. и 0.9—1.4 мкм выс. С внутренней поверхности отверстие выроста узкоэллиптическое по форме, расположено в направлении трансапикальной оси (табл. I, *7*). Иногда на створке по 2 центральных выроста (табл. I, *9*).

Щетинки очень длинные, 230—850 мкм дл., толстые и грубые, начинаются далеко от края створки: на верхней створке вблизи центра, на нижней — на середине между центром створки и ее краем. Промежуточные щетинки округлые в сечении в базальной части, 1.7—2.8 мкм в диам. (в базальной и проксимальной частях более тонкие, чем в дистальной части), далее становятся прямоугольными в сечении и увеличиваются в диаметре до 2.0—3.7 (4.4) мкм; кончик щетинки 1.3—1.9 мкм в диам. Конечные щетинки 2.2—3.0 мкм в диам. Точка пересечения промежуточных щетинок далеко от края цепочки, обычно на середине между центром и краем створки. Зона слияния небольшая, иногда тянется до края створки. Изнутри в зоне слияния щетинок четкие, часто расположенные, мелкие поры, соединяющие поло-

сти смежных клеток. Конечные щетинки верхней створки соединены вместе зубцевидным отростком, между их пристворочными частями треугольное окно. Пристворочные части щетинок очень крупные, до 1/2—3/4 поверхности лицевой части створки, бобовидной формы, иногда приподнятые, четко очерченные, особенно с внутренней поверхности, на границе с лицевой поверхностью створки перфорированы мелкими порами (табл. I, *7*). На гранях щетинки по 6—7 продольных рядов мелких пор, 5—7 в 1 мкм, иногда соединенных пучками в проксимальной части щетинки; изнутри поперечные ребра, часто видимые и с наружной поверхности, между ними 2 ряда пор, 8—10 в 1 мкм. По краям щетинки — расположенные по спирали и обычно прижатые к поверхности очень длинные шипики, 2.4—4.3 мкм дл. в проксимальной части, 4.1—9.6 мкм дл. у кончика; расстояние между ними в проксимальной части 4.1—8.0 мкм, в средней части 7.2—13.8 мкм. Верхние конечные щетинки отличаются от прочих более грубыми и часто расположенными шипиками, расстояние между ними 2.3—3.7 мкм, шипики нависают друг над другом, создавая гребни по краям щетинки и эффект вогнутости граней щетинки. Все щетинки плавно изогнуты и направлены к нижнему концу цепочки под углом 15—70°, обычно 40—60° к оси цепочки. Верхние конечные щетинки лежат в апикальной плоскости, промежуточные щетинки под углом 55—75° к ней.

Экология. Встречался единично и редко, в небольшом количестве (в некоторых районах моря при низкой общей численности фитопланктона выступает в качестве доминанта или субдоминанта), в апреле—сентябре (единично в апреле—мае, 100—200 кл/л в июне и августе—сентябре, 500—1000 кл/л в июле), при температуре 1.5—17.0 °С и солености 22.5—33.0 (36.0) ‰, наиболее характерен для июля—августа. По литературным данным, отмечен вплоть до ноября, в диапазоне температур –1—+22°, обычно 10—18 °С, и солености 11—30, обычно 16—30 ‰.

Распространение в Белом море. Встречается часто; наблюдался по всему морю: Воронка (открытая часть, Лумбовский залив), Горло, Бассейн (открытая часть, Терский берег, мыс Валдай), Кандалакшский (губы Чупа, Нищевская, Княжая, Майкова, М. Пирью, пролив Вел. Салма) и Двинский заливы, северная часть Онежского залива (острова Соловецкие, Анзерский, Жижгинский, Парусный, М. Заяцкий, мыс Печак, губы Троицкая, Кирилловская). Приведен ранее: Киселев, 1925, 1939, 1957; Гостиловская, 1948; Кокин и др., 1970; Кольцова, 1971; Хлебович, 1974; Житина, 1981; Семина, Сергеева, 1983; Лихачева, 1991; Макаревич и др., 1991; Сарухан-Бек и др., 1991; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995; Гогорев, Макарова, 1999.

Общее распространение. Аркто-бореальный вид; Северный Ледовитый океан: Арктический бассейн, моря Норвежское, Гренландское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское, Бофорта, воды Канадской Арктики, заливы Баффинов, Гудзонов, Фробишер, проливы Гудзонов, Девисов; Атлантический океан: моря Лабрадор, Балтийское и Северное, заливы Мэн и Наррагансетт, проливы Ла-Манш и Датский; Тихий океан: северная часть, моря Берингово, Охотское и Японское, у западного побережья США, заливы Калифорнийский, Никоя (?).

У «молодых» (недавно разделившихся) клеток *C. concavicornis* граница между пояском и загибом створки обычно четкая, часто с расположенными по краю створки небольшими желобком и утолщением, хорошо заметными только в СЭМ. У «старых» клеток граница едва заметная, желобок виден не всегда, утолщение обычно отсутствует.

Диаметр щетинки на ее протяжении у *C. concavicornis* довольно изменчив, однако признак «щетинки в базальной и проксимальной частях более тонкие, чем в дистальной части» в беломорском материале наблюдается не всегда. Часто встре-

чаются клетки, у которых диаметр щетинок приблизительно равный на большей части щетинки или меняется столь незначительно (табл. I, *1*), что различия в СМ незаметны. При идентификации в СМ подобные клетки могут быть ошибочно отнесены к *C. convolutus*.

Многие исследователи отмечают, что *C. concavicornis* — довольно изменчивый вид, в отличие от *C. borealis* Bail. Вопросы идентификации обоих видов обсуждаются в работе D. Evensen, G. Hasle (1975), в которой они высказывают мнение, что целые цепочки этих видов четко различаются, хотя в литературе имеются многочисленные указания о наличии промежуточных форм между ними, отмеченных в природных сборах и при разведении в культуре. Вместе с тем авторы утверждают, что *C. concavicornis* и *C. borealis* идентичны по тонкой структуре и отличаются друг от друга только направлением и точкой начала щетинок.

Необходимо принять во внимание то, что при изучении морфологии диатомовых водорослей весьма часто используется материал из старых коллекций, в котором целые цепочки видов *Chaetoceros* могут отсутствовать. Это объясняется механическим разрушением цепочек при сборе (например, с помощью планктонной сети) и при концентрации материала (многократная фильтрация, центрифугирование и пр.), а также частичным растворением панцирей, особенно в области пояска, при фиксации и хранении материала (действие кислых фиксаторов). В этом случае отсутствие целых цепочек затрудняет, либо делает невозможным точную идентификацию вида, и только электронно-микроскопические данные позволяют разграничить *C. concavicornis* и *C. borealis*. Например, пристворочные части щетинок у *C. concavicornis* менее округлые и очерчены более четко, особенно с внутренней поверхности, чем у *C. borealis* (табл. I, *7*).

Анализ морфологических признаков *C. concavicornis* показал, что многие из них очень изменчивы, и такие светомикроскопические признаки как направление щетинок, форма окон и даже начало щетинок, нельзя считать таксономически значимыми и достаточными для выделения внутривидовых таксонов вида. Иногда отдельные клетки и даже цепочки *C. concavicornis* по форме сходны с *C. borealis* f. *borealis*, однако и в таких случаях у первого вида наблюдаются небольшая разностворчатость панцирей и различное направление щетинок смежных створок. Как было указано ранее (Гогорев, 2003), промежуточные между *C. borealis* и *C. concavicornis* формы, обладающие в большей или меньшей степени разностворчатым панцирем, следует относить к *C. volans*.

Изучение материала из арктических морей показало, что *C. concavicornis* широко распространенный вид и встречается в Арктике и Субарктике более часто, чем *C. borealis*.

Chaetoceros volans Schütt (табл. II, *8*, *9*; III)

Schütt, 1895 : 45, fig. 20. — *C. currens* Cleve, 1897b : 298, fig. 8; 1901 : 313. — *C. criophilus* f. *volans* (Schütt) Gran, 1904 : 532, fig. 4; 1905 : 71, fig. 86; Meunier, 1910, pl. 24, figs 8, 9. — *C. borealis* f. *varians* Gran, 1904 : 535, fig. 6; 1905 : 74; Hustedt, 1930 : 663. — *C. concavicornis* f. *currens* Mangin, 1919 : 310. — *C. peruvianus* var. *volans* Forti, 1922 : 150, pl. 21, fig. 184. — *C. concavicornis* f. *volans* (Schütt) Hustedt, 1930 : 666, fig. 377; Cupp, 1943 : 110, fig. 66d; Усачев, 1946 : 381; Cleve-Euler, 1951 : 96, fig. 182d—f.

Клетки одиночные или в коротких цепочках (2—3 клетки), 14—27 мкм шир., 12—42 мкм выс. Панцири разностворчатые: верхние створки округлые, нижние —

прямоугольные. Окна в цепочках узкие, высокие, до 7.4 мкм выс., трапециевидные по форме. Поясок широкий или отсутствует.

Створки эллиптические. Загиб створки высокий, 1/3—1/2 высоты клетки, с небольшой бороздкой по краю загиба. Граница между пояском и загибом створки прямая, обычно довольно четкая. На лицевой части створки редкие, нерегулярно разбросанные, мелкие поры, на ее загибе поры расположены более густо. Центральный вырост эксцентрично расположенный, небольшой, 0.7—1.7 мкм шир. и 0.7— 0.8 мкм выс., с наружной поверхности в виде короткой уплощенной трубки с закрытой щелью на конце, с внутренней поверхности отверстие выроста в виде овальной щели, расположенной в направлении трансапикальной оси.

Щетинки очень длинные, 310—630 мкм дл., довольно толстые, 1.5—4.3 мкм в диам., начинаются далеко от края створки: на верхней створке вблизи центра, на нижней — на середине между центром створки и ее краем. Промежуточные щетинки смежных створок соединяются друг с другом внутри от края цепочки. Изнутри в зоне слияния щетинок четкие мельчайшие поры, соединяющие полости смежных щетинок. На конечной верхней створке щетинки соединены вместе зубцевидным отростком, или они разъединены. Пристворочные части щетинок крупные, до 45—60 % поверхности лицевой части створки, иногда сильно приподнятые, на границе с лицевой поверхностью створки 1—3 кольца мелких пор. В базальной части щетинки 1.8—3.7 мкм в диам., округлые в сечении, далее становятся прямоугольными. Кончик щетинки тупо загругленный, 1.3—1.5 мкм в диам. На гранях щетинки по 6—10 продольных рядов пор, 7—8 в 1 мкм, изнутри поперечные ребра, часто видимые и с наружной поверхности, между ними 1 ряд пор, 6—10 в 1 мкм. По краям граней щетинки довольно длинные шипики, 2.2—2.6 мкм дл., расположенные по спирали и почти прижатые к поверхности щетинки (угол 5° и менее), расстояние между ними 7.6—10.2 мкм. Промежуточные и конечные щетинки приблизительно равного диаметра, направлены перпендикулярно оси цепочки или под углом до 20° к ней.

Экология. Встречался в небольшом количестве, от единично до редко, в апреле—августе, при температуре 0.5—16.5 °С и солености 23.5—30.5 ‰. По литературным данным, отмечен вплоть до ноября и наиболее характерен для июля—августа.

Распространение в Белом море. Встречается нередко; наблюдался в Воронке (Лумбовский залив), Бассейне (открытая часть, Терский берег, мыс Валдай), Кандалакшском заливе (губы Чупа, Нищевская, Княжая, Б. Пирью, М. Пирью, пролив Вел. Салма), северной части Онежского залива (о-в Анзерский, губа Кирилловская). Приведен ранее: Киселев, 1925, 1939; Гостиловская, 1948; Хлебович, 1974; Семина, Сергеева, 1983; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995.

Общее распространение. Аркто-бореальный вид; Северный Ледовитый океан: моря Норвежское, Гренландское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых (отмечен впервые (Гогорев, 1994)), Чукотское; Атлантический океан: море Лабрадор; Тихий океан: северная часть, моря Берингово, Охотское и Японское.

Полученные нами с помощью СЭМ данные по морфологии *C. concavicornis* f. *volans* и сравнение ее с f. *concavicornis* показало, что обе формы принципиально различаются по тонкой структуре щетинок и створки. Многие авторы (Gran, 1905; Meunier, 1910; Hustedt, 1930; Cupp, 1943) указывали на различия в морфологии двух форм, заключающиеся в количестве клеток в цепочке, направлении щетинок и их меньшем диаметре у *C. concavicornis* f. *volans*. Эти, наблюдаемые в СМ различия были вполне достаточны для выделения *C. volans* в ранге формы (но не вида) на основе внутривидовой морфологической изменчивости и(или) того факта,

что у цепочко-образующих видов одноклеточные формы часто являются инициальными клетками, развивающимися в новые цепочки. Новые морфологические данные, полученные в СЭМ, позволяют восстановить *C. concavicornis* f. *volans* в ранге самостоятельного вида на основании следующих признаков: клетки одиночные или в цепочках из 2—3 клеток, центральный вырост небольшой (меньше и иной формы, чем у *C. concavicornis*), щетинки более или менее одинакового диаметра на всем протяжении и меньше в диаметре, чем у *C. concavicornis* f. *concavicornis*, щетинки почти или строго перпендикулярны первальварной оси и не отличаются по размеру и частоте расположения шипиков, между поперечными ребрами на внутренней поверхности щетинки расположен всегда только 1 ряд пор.

По вышеуказанным признакам *C.concavicornis* f. *volans* очень сходна с формой другого вида — *C. borealis* f. *varians* (Гогорев, 2003), которая отмечена в литературе для арктических морей. Общими для них признаками являются размеры клеток, форма конечных клеток, высота окон и загиба створки. Морфологические различия проявляются в форме клеток (в проекции с пояска) и окон, а также расположении точки начала щетинок на верхних створках (за исключением верхней конечной). Результаты сравнительно-морфологического анализа позволяют отнести *C. borealis* f. *varians* в синонимы *C. volans*.

Секция *Convoluti* Gogorev, sect. nov.

Cellulae heterovalvarum conjunctionibus in catenas sine coalitio setae. Aperturae parvae ve haud magna. Rimoportula excentrica pro tubulus brevis et circularis ab externa facies. Setae dirigo ad catenae apici inferius.

Typus: *Chaetoceros convolutus* Castracane.

Клетки разностворчатые, соединены в цепочки без слияния (срастания) щетинок. Окна узкие или небольшие. Центральный вырост расположен эксцентрично, в виде короткой круглой трубочки с наружной поверхности. Щетинки направлены к одному концу цепочки.

Тип: *Chaetoceros convolutus* Castracane.

Обобщение многочисленных литературных и собственных морфологических данных позволяет говорить о 18 основных диагностических признаках, используемых для выделения секций внутри рода, а именно: тип и способ образования цепочки, образование в более сложную, чем цепочка, организацию; число и форма хлоропластов; тип покоящихся спор; тип и размеры панциря; размеры окон; форма створки, наличие борозды, соединительных шипов и выпуклостей на ней, размер центрального выроста; направление щетинок относительно апикальной и первальварной осей, наличие особых промежуточных щетинок, различие конечных и промежуточных щетинок. Критический анализ показал их различную таксономическую значимость. Например, различные способы образования цепочек, на наш взгляд, являются одним из важнейших признаков в морфологии рода *Chaetoceros*, и его следует рассматривать как один из наиболее характерных критериев в понимании огромного разнообразия рода. Его значимость неоспорима не только в систематике, но и в филогенетике рода, так как по этому признаку можно выделить несколько эволюционных линий. Однако, несмотря на знание способов образования цепочек для многих, если не для большинства, видов, в настоящее время значение данного признака в систематике рода ограничено. Это связано с преобладанием у большинства видов в роде одного способа — с помощью соединения щетинок (их слияния, срастания, переплетения и т. д.). Другие способы уникальны, т. е. харак-

терны для единичных видов. В настоящее время на основе способа цепочкообразования выделены только 2 секции — *Anastomosantia* Ostf. (соединение щетинок мостиками) и *Rostrati* Hernández-Becerril (с помощью центральных шипов без слияния щетинок).

Наличие прехенсоров рассматривается G. Fryxell и L. Medlin (1981) как особый тип формирования цепочек, характерный только для *C. convolutus*. Зубчико-подобные образования, так же как и прехенсоры, способствующие сцеплению щетинок, встречаются у 2 видов: *C. denticulatus* Laud. (Okamura, 1907; Hernández-Becerril, 1996), *C. laciniosus* Schütt (оригинальные данные). Однако в этом случае зубчики служат дополнительным механизмом соединения клеток наряду с основным механизмом образования цепочек у этих видов путем слияния щетинок. Вероятно, прехенсоры могли возникнуть из видоизмененных близлежащих шипиков. Данный отличительный признак — соединение клеток в цепочки с помощью смежных щетинок без их слияния (срастания) — позволяет предложить новую секцию *Convoluti*, включающую 2 вида: *C. convolutus* (тип секции) и *C. flexuosus* Mangin. У первого вида щетинки удерживаются вместе с помощью прехенсоров, у второго смежные щетинки переплетаются друг с другом, делая 1—2 оборота (Fryxell, Medlin, 1981).

Chaetoceros convolutus Castracane (табл. IV)

Castracane, 1886 : 78; Gran, 1904 : 530, fig. 1; 1905 : 69, fig. 82; Meunier, 1910 : 218, pl. 24, figs 17—19; 1913 : pl. 1, figs 6—8; Hustedt, 1921, pl. 344, fig. 5; 1930 : 668, fig. 378; Lebour, 1930 : 119, fig. 86; Gran, Angst, 1931 : 468, fig. 49; Cupp, 1943 : 110, fig. 67; Усачев, 1946 : 381; Cleve-Euler, 1951 : 96, fig. 183; Прошкина-Лавренко, 1955 : 150, рис. 62; Brunel, 1962 : 91, pl. 13, figs 1—3; Hendey, 1964 : 122, pl. 8, fig. 1; Fryxel, Medlin, 1981* : 9, figs 6—8, 43—49; Koch, Rivera, 1984* : 67, figs 23—35; Rines, Hargraves, 1988 : 47, fig. 94; Коновалова и др., 1989* : 37, рис. 9, *3*, табл. 17, *1—4*; Hasle, Syvertsen, 1996 : 199, pl. 41; Hernández-Becerril, 1996* : 21, pl. 15, figs 1—3, 5; Гогорев, Макарова, 1999*, табл. 2, рис. 9. — *C. brightwellii* Cleve ex Gran, 1897 : 11, pl. 1, fig. 1, pl. 2, fig. 7b, c, e. — *C. criophilus* Cleve, 1897a : 20, pl. 1, fig. 6. — *C. concavicornis* auct. non. Mangin: Бондарчук и др., 1985*, табл. 7, рис. 39.

Цепочки короткие (2—10 клеток), прямые, иногда скрученные вокруг первальварной оси. Клетки 7—33 мкм шир., 5—35 мкм выс., ширина по трансапикальной оси 15—20 мкм. Панцири разностворчатые, верхняя створка выпуклая, нижняя почти прямоугольная. Окна очень маленькие, невысокие, 3.0—5.5 мкм выс., и узкие, иногда высоко трапециевидные, частично или целиком закрытые изгибающимися базальными частями щетинок. Пояс широкий, обычно менее 1/3 высоты клетки.

Створки от эллиптических до округлых. Загиб створки от умеренно высокого до высокого, до 1/3 высоты клетки и более, перфорирован плотно, нерегулярно расположенными мелкими порами (табл. IV, *3*). Край загиба створки, примыкающий к пояску, часто в виде валика, окруженного небольшой бороздкой, хорошо заметной в СМ и СЭМ. Граница между загибом створки и пояском прямая и довольно четкая. На лицевой части створки редкие, нерегулярно расположенные поры, между пристворочными частями щетинок малозаметные ребра, 7 в 1 мкм (табл. IV, *5*). Центральный вырост расположен эксцентрично, на середине между центром и краем створки, с наружной поверхности в виде короткой трубки, 0.7—0.8 мкм в диам., 0.2—0.4 мкм выс., с крупным круглым отверстием с обеих сторон, с мельчайшими ребрами «жесткости» изнутри по окружности выроста, хорошо замет-

ными в проекции со створки как с внутренней, так и с наружной стороны (табл. IV, *4*, *5*).

Щетинки длинные, 240—385 мкм дл., толстые, грубые, начинаются вблизи центра на обеих створках, иногда на середине между центром створки и ее краем на верхней створке; в базальной части округлые в сечении, 1.7—3.2 мкм в диам., в дистальной части сразу после точки пересечения щетинок становятся квадратными в сечении и несколько бóльшими в диаметре, 2.0—3.6 мкм. Точка пересечения промежуточных щетинок находится вблизи от края цепочки. Пристворочные части щетинок нечетко очерченные с наружной поверхности, в виде «запятой» с внутренней поверхности створки, достаточно крупные, 45—60 % поверхности лицевой части створки (до 80 % на конечных створках). Базальная часть короткая, менее 1.0—1.5 диаметра щетинки. В проксимальной (базальной) части щетинок верхних створок (за исключением верхней конечной) расположены особые кремнеземные образования (prehensor) в виде клапанов, с помощью которых щетинки соседних створок удерживаются друг с другом, соответственно соединяя клетки в цепочку (табл. IV, *3*, *7*). Пристворочная часть щетинки напротив прехенсора уплощенная и имеет утолщенную складку, обращенную к центру створки и участвующую в сцеплении щетинок. На конечной верхней створке щетинки с помощью особых зубчиков соединены в виде замка или разделены; у одной щетинки для зубчика другой имеется углубление. На гранях щетинки почти от ее пристворочной части идут многочисленные продольные ряды пор, 9—11 пор в 1 мкм; изнутри поперечные ребра, 3—6 в 1 мкм, между ними 2 ряда пор, 7—11 в 1 мкм. По краям щетинки под углом 5—20° к ее поверхности расположены шипики, 1.2—2.8 мкм дл., расстояние между ними 7.6—9.7 мкм. Верхние конечные щетинки отличаются от прочих более длинными и часто расположенными шипиками, расстояние между ними 2.9—3.8 мкм. Все щетинки направлены к нижнему концу цепочки: конечные под углом 40—55° к оси цепочки, промежуточные — под углом 40—70°, иногда промежуточные щетинки плавно изогнуты и параллельны апикальной оси. В проекции со створки промежуточные щетинки под углом 40—45° к апикальной плоскости.

Экология. Встречался единично или очень редко, в небольшом количестве, в апреле—сентябре (единично в апреле—мае, 100—400 кл/л в июне—сентябре), при температуре 0.5—16.0 °С и солености 24.0—32.5 (36.0) ‰, более характерен для июля—августа. По литературным данным, в Бассейне выступает в качестве доминанта в августе при низкой общей численности фитопланктона.

Распространение в Белом море. Встречается редко; наблюдался на большей части моря: Воронка (Лумбовский залив), Бассейн (открытая часть, Терский берег, мыс Валдай), Кандалакшский залив (губы Чупа, Ковда), северная часть Онежского залива (острова Соловецкие, Анзерский, Парусный, М. Заяцкий, мыс Печак, губы Троицкая, Кирилловская). Приведен ранее: Levander, 1915—1916; Киселев, 1925, 1939, 1957; Кокин и др., 1970; Кольцова, 1971; Хлебович, 1974; Житина, 1981; Семина, Сергеева, 1983; Житина, Михайловский, 1990; Лихачева, 1991; Саруханн-Бек и др., 1991; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995; Гогорев, Макарова, 1999.

Общее распространение. Космополит, наиболее обычный в бореальной и субарктической зонах, редкий в арктических и тропических районах; Северный Ледовитый океан: Арктический бассейн, моря Норвежское, Гренландское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское, Бофорта, воды Канадской Арктики, заливы Баффинов, Гудзонов и Фробишер, проливы Гудзонов и Девисов; Атлантический океан: северная часть, моря Лабрадор, Средиземное, Адриатическое и Уэдделла, заливы Наррагансетт, Чесапикский и Паранагуа, проливы Ла-Манш, Скагеррак и Магеллана, у восточного побережья США; Тихий

Основные отличительные признаки *Chaetoceros concavicornis*, *C. volans* и *C. convolutus*

Признаки	Виды		
	C. concavicornis	*C. volans*	*C. convolutus*
Число клеток в цепочке	2—11, обычно 3—6	1—3	2—10
Ширина клетки, мкм	12—41	12—23	7—33
Высота клетки, мкм	12—42	12—42	5—35
Вид клеток со створки	От эллиптических до округлых	Эллиптические	От эллиптических до округлых
Форма окон	Округло-трапециевидные	Трапециевидные	Частично или полностью закрыты базальными частями щетинок; иногда высоко трапециевидные
Высота окон, мкм	Довольно высокие, 2.6—10.0	Высокие, до 7.4	Невысокие, 3.0—5.5
Поясок	От узкого до широкого, или отсутствует	Широкий или отсутствует	Широкий (?)
Загиб створки	Высокий, 1/4—1/2 высоты клетки	Высокий, 1/3—1/2 высоты клетки	От умеренно высокого до высокого
Размер центрального выроста, мкм	0.6—1.3 (1.6) шир., 0.9—1.4 выс.	0.7—1.7 шир., 0.7—0.8 выс.	0.7—0.8 в диам., 0.2—0.4 выс.
Форма центрального выроста	В виде короткой уплощенной трубки с щелевидным внешним отверстием и узкоэллиптическим отверстием изнутри	В виде короткой уплощенной трубки с закрытой щелью с наружной поверхности и в виде овальной щели изнутри	В виде короткой круглой трубки с отверстием с наружной и внутренней поверхностей, с ребрами жесткости изнутри
Длина щетинок, мкм	230—850	470—630	240—385
Диаметр щетинок, мкм	Промежуточные 1.7—4.4; конечные 2.1—5.5	1.5—4.3	1.7—3.6
Пристворочные части щетинок (% от площади створки)	50—75; четко очерченные, бобовидной формы	45—60	45—60; в виде «запятой»
Начало щетинок	Вблизи центра на верхней створке, на середине между центром створки и ее краем на нижней	Вблизи центра на верхней створке, на середине между центром створки и ее краем на нижней	Вблизи центра на обеих створках, иногда на середине между центром створки и ее краем на верхней
Число продольных рядов пор на щетинке	5—9	6—10	Более 9

Признаки	Виды		
	C. concavicornis	*C. volans*	*C. convolutus*
Число пор в 1 мкм	5—7	7—8	9—11
Число поперечных рядов пор на щетинке	2	1	2
Число пор в 1 мкм	8—10	6—10	7—11
Длина шипиков на щетинках, мкм	0.7—4.3 в проксимальной, 4.1—9.6 в средней части	2.2—2.6	1.2—2.8
Расстояние между шипиками на щетинках, мкм	На конечных 2.3—3.7; на промежуточных 4.0—9.7 в проксимальной, 7.2—15.5 (22.7) в средней части	7.6—10.2	На конечных 2.9—3.8; на промежуточных 7.6—9.7
Направление щетинок относительно оси цепочки (плоскости створки)	Плавно изогнуты к нижнему концу цепочки под углом 5—70°, обычно 40—60°	Перпендикулярны или под углом до 20°	Плавно изогнуты к нижнему концу цепочки: конечные под углом 40—55°, промежуточные — 40—70°
Угол расхождения щетинок от апикальной плоскости	55—75; верхние конечные щетинки в апикальной плоскости	—	40—45
Отличительная особенность	Конечные щетинки верхней створки обычно соединены друг с другом зубцевидным отростком и иногда очень шиповатые	Конечные щетинки верхней створки обычно соединены друг с другом зубцевидным отростком. Промежуточные и конечные щетинки приблизительно равного диаметра	У верхних створок в проксимальной части особые кремнеземные образования (prehensor) в виде клапанов. Щетинки не увеличиваются в диаметре от базальной части и далее

океан: северная и западная части, моря Берингово, Охотское, Японское, Желтое, Восточно-Китайское и Амундсена, у западного побережья США, Калифорнийский залив; воды Антарктики. Приводится для Черного моря.

В работе D. Evensen и G. Hasle (1975) приведены прекрасные иллюстрации центрального выроста *C. convolutus*, однако особенности его формы и строения авторы по неизвестной причине не указывают. По результатам морфологического изучения вида из различных морей полагаем, что форма и строение выроста у *C. convolutus* постоянны и могут способствовать его идентификации, если незаметны другие морфологические детали, а также являются дополнительными диагностическими признаками для выделения секции *Convoluti*. Для *C. flexuosus* также характерен эксцентрично расположенный центральный вырост в виде короткой округлой трубочки, открытой с обеих сторон (Fryxell, Medlin, 1981).

Многие исследователи (Gran, 1905; Hustedt, 1930; Cupp, 1943; Brunel, 1962; Hendey, 1964; Rines, Hargraves, 1988; Hasle, Syvertsen, 1996) описывают поясок *C. convolutus* как широкий, 1/3 высоты панциря и более, и используют отношение высоты пояска к высоте клетки в качестве отличительного признака вида. Данный признак наряду с некоторыми другими применяют для разграничения в СМ *C. convolutus* и *C. concavicornis*. Проведенные исследования показали, что высота пояска является изменчивым признаком — например, у молодых клеток *C. convolutus* поясок всегда неширокий. Узкий поясок наблюдается у молодых или только что разделившихся клеток обоих видов, поэтому их легко спутать друг с другом. В нашем материале вид, идентифицированный в СМ как *C. convolutus*, при наблюдениях в СЭМ часто оказывался идентичным *C. concavicornis*. Изучение распространения видов показало, что *C. concavicornis* распространен широко и встречается часто, особенно в арктических районах. И напротив, *C. convolutus* можно считать более тепловодным видом, встречающимся в арктических районах редко и нерегулярно. Оригинальные наблюдения подвергают сомнению данные прежних флористических исследований в Арктике, что предполагает с большей осторожностью и вниманием подходить к определению комплекса видов *C. concavicornis*—*C. convolutus*. По грубой морфологии эти 2 вида являются сходными (Hasle, Syvertsen, 1996). По данным СЭМ, они имеют сходные перекрывающиеся признаки, и для их четкого разграничения требуется тщательное изучение морфологии створок и щетинок (см. таблицу).

Hernández-Becerril (1996) приводит иллюстрацию прехенсоров, которые отличаются по форме от прехенсоров, изображенных у Evensen, Hasle (1975) и в данной статье. Вероятно, этот морфологический признак у *C. convolutus* изменчив. Данные Hernández-Becerril (1996) о наличии прехенсоров у *C. concavicornis* считаем ошибочными и полагаем, что его иллюстрация (pl. 15, fig. 5) относится к *C. convolutus*.

Подрод *Chaetoceros* представлен в Белом море видами 3 секций, описанных в данной и предыдущей статьях. Виды секции *Atlantica* Ostf. отсутствуют. Интересно отметить, что *C. atlanticus* Cl. — обычный и часто встречающийся в арктических морях вид, особенно в соседнем Баренцовом, никогда не отмечался для Белого моря по литературным данным и не найден нами. Несмотря на наличие между двумя морями постоянного, хотя и ограниченного водообмена, данный вид не обнаруживается даже в северной части Белого моря (Воронка), широко и свободно сообщающейся с Баренцевым. Этот факт, по-видимому, может свидетельствовать о малом влиянии (или даже его отсутствии) вод Баренцева моря и Атлантики в целом на формирование или пополнение планктонной флоры Белого моря. С другой стороны, отсутствие *C. atlanticus* в прибрежных водах (течениях) Баренцева моря и соответственно в Белом море подтверждает океаническую природу этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарчук Л. Л., Зернова В. В., Кольцова Т. И. Диатомовые водоросли некоторых районов арктического шельфа // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. М., 1985. С. 74—93.

Гогорев Р. М. Некоторые особенности горизонтального распределения фитопланктона в море Лаптевых (август—сентябрь 1993 г.) // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. СПб., 1994. С. 337—352.

Гогорев Р. М. Видовой состав фитопланктона губы Чупа Белого моря // Новости систематики низших растений. СПб., 1995. Т. 30. С. 7—13.

Гогорев Р. М. Таксономический обзор рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) Белого моря. I. Подрод *Chaetoceros*, секция *Borealia* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 90—100.

Гогорев Р. М., Макарова И. В. Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в Белом море // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 31—40.

Гостиловская М. И. Фитопланктон Гридинской губы Белого моря // Работы Морск. биол. станции Карело-Финск. гос. ун-та. 1948. Вып. 1. С. 93—103.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Отв. ред. И. В. Макарова. Л., 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.

Житина Л. С. Вертикальное распределение фитопланктона в Белом море // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1981. № 1. С. 63—68.

Житина Л. С., Михайловский Г. Е. Ледовая и планктонная флора Белого моря как объект мониторинга // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. М., 1990. С. 41—49.

Киселев И. А. Фитопланктон Белого моря // Исследования русских морей. 1925. Вып. 2. № 105. 43 с.

Киселев И. А. Фитопланктон Малой Пирью-губы Белого моря как показатель опресняющего влияния реки Умбы // Тр. Гос. гидролог. ин-та. 1939. Вып. 8. № 18. С. 201—216.

Киселев И. А. Особенности распределения фитопланктона в Белом море // Матер. по комплексному изучению Белого моря. М.; Л., 1957. Вып. 1. С. 282—304.

Кокин К. А., Кольцова Т. И., Хлебович Т. В. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 499—509.

Кольцова Т. И. Эколого-флористическое изучение фитопланктона Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 20 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 160 с.

Лихачева Н. Б. Видовой состав фитопланктона эстуария реки Нильма (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 95—110.

Макаревич П. Р., Дружков Н. В., Бобров Ю. А. Фитопланктон зоны трансформации баренцевоморских и беломорских водных масс // Там же. 1991. С. 121—126.

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 192—213.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л., 1955. 222 с.

Росс Р., Кокс А., Караева Н. Ш. и др. Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1983. № 5. С. 66—76.

Сарухан-Бек К. К., Радченко И. Г., Кольцова Т. И. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 111—120.

Семина Г. И., Сергеева О. М. Планктонная флора и биогеографическая характеристика фитопланктона Белого моря // Экология и физиология животных и растений Белого моря. М., 1983. С. 3—17.

Сергеева О. М. Распределение фитопланктона в бассейне Белого моря в июле 1972 г. и в августе 1973 г. // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 82—94.

Усачев П. И. Фитопланктон по сборам дрейфующей экспедиции на л/п «Г. Седов» 1937—1939 гг. // Тр. Дрейф. эксп. Главсевморпути на ледок. парох. «Г. Седов» 1937—1940 гг. М.; Л., 1946. Т. 3. Биология. С. 371—397.

Хлебович Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974. С. 56—64.

Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 323—354.

Brunel J. Le phytoplancton de la Baie des Chaleurs. Montréal, 1962. 365 p.

Castracane F. Report on the *Diatomaceae* collected by H. M. S. «Challenger» during the Years 1873—76 // C. W. Thomson, J. Murray (eds). Report on the Scientific results of the Voyage of H. M. S. «Challenger». Botany. 1886. Vol. 2. P. 1—178.

Chu S. P., Kuo Y. C. Studies on the genus *Chaetoceros* Ehrenberg from the fishing ground of the mackerel, *Pneumatophorus japonicus* (Houttuyn), off the Shantung coast from Che-foo to Weihai. I. A systematic study // Oceanol. Limnol. Sin. 1957. Vol. 1. N 1. P. 27—94.

Cleve P. T. A treatise on the phytoplankton of the Atlantic and its tributaries and on the periodical changes of the plankton of Skagerak. Uppsala, 1897a. 28 p.

Cleve P. T. Report on the phytoplankton collected on the expedition of H. M. S. «Research» 1896 // Fifteenth Annual Report of the Fishery Board for Scotland. 1897b. Vol. 3. P. 296—304.

Cleve P. T. The seasonal distribution of Atlantic plankton organisms // Göteborg Konglica Svenska Vetenskaps Vitter. Samh. Handl. 1901. Vol. 4. N 3. 368 p.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Sweden und Finnland. I. *Centricae* // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1951. Bd 2(1). 163 p.

Cupp E. E. Marine plankton diatoms of the west coast of North America // Bull. Scripps Institute of Oceanography. Univ. California, 1943. Vol. 5. N 1. 238 p.

Evensen D. L., Hasle G. R. The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscopes // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 153—184.

Forti A. Richerche su la glora pelagica (fitoplankton) di Quarto dei Mille (Mari Ligure). Reale Comitato Talassografico Italiano // Laboratorio marino di Quarto dei Mille Presso Genova, Memoria. Venezia, 1922. Vol. 97. P. 1—248.

Fryxell G. A., Medlin L. K. Chain forming diatoms: evidence of parallel evolution in *Chaetoceros* // Cryptogamie: Algologie. 1981. Vol. 2. N 1. P. 3—29.

Gran H. H. Botanik. *Protophyta*: *Diatomaceae*, *Silicoflagellata* og *Cilioflagellata* // The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876—1878. Botany. 1897. Vol. 7. N 24. P. 1—36.

Gran H. H. Die Diatomeen der arktischen Meere. I. Die Diatomeen des Planktons // Fauna Arctica. Jena, 1904. Vol. 3. N 8. P. 509—554.

Gran H. H. XIX. Diatomeen // Ed. by K. Brandt, C. Apstein. Nordisches Plankton. Botanischer Teil. Kiel, Leipzig, 1905. Vol. 8. N 19. P. 1—146.

Gran H. H., Angst E. S. Plankton diatoms of Puget Sound // Publications Puget Sound Biological Station. 1931. Vol. 7. P. 417—517.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Marine diatoms // Identifying marine diatoms and Dinoflagellates / Ed. by C. R. Thomas. San Diego, 1996. P. 5—385.

Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. P. V: *Bacillariophyceae* (Diatoms). Fishery Investigations, Ser. IV. London, 1964. 317 p.

Hernández-Becerril D. U. A morphological study of *Chaetoceros* species (*Bacillariophyta*) from the plankton of the Pacific Ocean of Mexico // Bul. Nat. Hist. Mus. Lond. (Bot.). 1996. Vol. 26. N 1. P. 1—73.

Hernández-Becerril D. U., Granados C. F. Species of the diatom genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) in the plankton from the southern Gulf of Mexico // Botanica Marina. 1998. Vol. 41. P. 505—519.

Hustedt F. Atlas der Diatomaceen-Kunde, pls 337—344 / A. Schmidt, Atlas der Diatomaceen-Kunde. Leipzig, 1921.

Hustedt F. Die Kiselalgen Deutschlans, Osterreich und der Schweiz // L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. 1930. Vol. 7. N 1. P. 1—920.

Koch P., Rivera P. Contribucion al conocimiento de las diatomeas chileas. III. El genero *Chaetoceros* Ehr. (subgenero *Phaeoceros* Gran) // Gayana Botanica. 1984. Vol. 41. N 1—2. P. 61—84.

Lebour M. V. The planctonic diatoms of northern seas. London, 1930. 224 p.

Levander K. M. Zur Kenntnis des Kustenplanktons im Weissen Meere // Meddeland. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica. Helsingfors, 1915—1916. N 42. S. 150—159.

Mangin L. Sur le *Chaetoceros criophilus* Castr., espece caracteristique des mers antarctiques // Comptes rendus des seances de l'Academie des Sciences. 1917. Vol. 164. P. 1—9.

Mangin L. Sur les *Chaetoceros* du groupe *Peruvianus* Brightw. // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris). 1919. Vol. 25. N 4-5. P. 305—310, 411—414.

Meunier A. Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc D'Orléans Campagne Arctique de 1907: Bruxelles, 1910. 355 p.

Meunier A. Microplancton de la Mer Flamande. 1. Le genre *Chaetoceros* Ehr. // Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1913. Vol. 7. N 2. P. 1—49(58).

Okamura K. Some *Chaetoceros* and *Perogallia* of Japan // Bot. Mag. Tokyo, 1907. Vol. 21. N 244. P. 89—106.

Peragallo H., Peragallo M. Diatomees marines de France et des Districts Maritimes Voisins / Ed. by J. Tempere. 1897—1908. 493 p.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U. S. A. // Bibliotheca Phycology. 1988. Vol. 79. 196 p.
Schütt F. Arten von *Chaetoceros* und *Peragallia*. Ein Beitrag zur Hochseeflora // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1895. Vol. 13. N 2. P. 35—48.

SUMMARY

Based on study of the White Sea phytoplankton, the extended diagnoses of three *Chaetoceros* taxa are presented. The section *Peruviani* diagnose is amplified and supplemented, a new section *Convoluti* is proposed. The form *C. concavicornis* f. *volans* is renewed as a species, the form *C. borealis* f. *varians* being its synonym. The SEM study on *C. volans* morphology is made for the first time. Some aspects of morphology and taxonomy of *C. concavicornis*, *C. volans* and *C. convolutus* are discussed, as well as available peculiarities in their identification. The data on abundance, spatial and seasonal distribution of *Chaetoceros* species in the White Sea, their temperature and salinity ranges are given.

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© А. Д. Михеев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

A. D. MIKHEEV. THE SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN *IRIS* SPECIES (*IRIDACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Телефон/Факс (87933)21762
E-mail: stbot@yandex.ru
Окончательный вариант получен 01.10.2003

Приводится конспект дикорастущих видов рода *Iris* флоры Кавказа.
Ключевые слова: *Iris*, *Iridaceae*, флора, Кавказ.

В связи с создаваемым в настоящее время «Конспектом флоры Кавказа» нами выполнена для данной территории обработка рода *Iris* L. Работа основана на материалах Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), собственных сборах, а также результатах культивирования многих видов, взятых из природы, в условиях г. Пятигорска. Виды расположены по системе Г. И. Родионенко (1961) с незначительными изменениями, касающимися порядка расположения подродов, а также ранга некоторых таксонов (*Limniris*, *Xiridion*, *Oncocyclus*). Географическое распространение дано по районам, принятым в работе Ю. Л. Меницкого (1991).

Iris L.

Subgen. *Scorpiris* Spach

1. *I. caucasica* Hoffm., aggr.

a) *I. caucasica* Hoffm., 1808, Comm. Soc. Phys. Mosq. 1 : 40. — *Juno caucasica* (Hoffm.) Tratt., 1821, Auswahl. Gartenpfl. 1 : 136; Klatt, 1872, Bot. Zeit. 30 : 498.

Описан из Грузии («In collibus apricis circa Tiflis»). Lectotypus (Кутателадзе, 1976 : 16): «*Iris caucasica* Stev. Tiflis» (Herb. Hoffm., N 398, MW).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан., Занг., Ю. Караб., Нах.; Т.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, Иран, сев.-вост. Ирак).

Примечание. Возможно, автором названия вида является Х. Стевен, описание которого помещено у F. Bieberstein (1808 : 33). В статье Г. Ф. Гофмана, напечатанной в цитированном сборнике, под заглавием указан 1806 г., который нельзя считать датой обнародования вида, так как сборник вышел в свет в 1808, — но маловероятно, что раньше, чем упомянутый труд F. Bieberstein, датой опубликования которого считается январь 1808 г. Требуется уточнение времени выхода в свет 1-го тома «Комментариев...».

b) *I. schischkinii* Grossh., 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 3.

Описан из Нахичеванской АР. Typus: «Азербайджан, Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, близ болота Батабад, около 2100 м, на скалистых склонах, 26 V 1947, А. А. Гроссгейм, И. А. Ильинская, М. И. Кирпичников» (holo. cum iso. — LE!).

ЮЗ: Нах.

Эндемик.

Примечание. И. И. Карягин (1952) рассматривает данный таксон как едва ли заслуживающий выделения в ранге вида.

2. *I. pseudocaucasica* Grossh., 1916, Вестн. Тифл. бот. сада, 40—41 : 11. — *Juno pseudocaucasica* (Grossh.) Rodionenko, 1961, Род Ирис : 208.

Описан из Ленкорани между селениями Орант и Дыгя. Typus «Distr. Lenkoran, tractus Zuvant, inter pagos Orant et Dygia, 24.IV [19]15. A. A. Grossheim.» (holo. — TBJ, iso — TGM).

ЮЗ: Ерев., Занг., Мегр.-Зан., Нах.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев. и сев.-зап. Иран).

3. *I. atropatana* Grossh., 1936, Тр. Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР, 2 : 252. — *I. caucasica* auct. non Hoffm.: Mathew a. Wendelbo, 1975, in Rech. f., Fl. Iran., 112 : 51.

Описан из Нахичеванской АР и северо-восточной Турции. Местонахождение типа неизвестно (BAK?).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Subgen. *Hermodactyloides* Spach

4. *I. reticulata* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 34. — *Iridodictyum reticulatum* (Bieb.) Rodionenko, 1961, Род Ирис: 202.

Описан из Грузии («Habitat in Iberia. D. Adam»). Typus: «Ex Iberia. Comm. Adam. a. 1805» (LE!).

ВК: Кубин.; ЦЗ; ЗЗ: Рион-Квир.; ВЗ: Ширв., Йорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Занг; Т.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-вост. Ирак, сев. и зап. Иран).

5. *I. hyrcana* Woronow ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 250. — *I. reticulata* var. *reticulata* sensu Mathew a. Wendelbo, 1975, in Rech., f., Fl. Iran., 112 : 42.

Описан из Талыша: «Аз., Бак. (Ленск. у.)». Местонахождение типа неизвестно.

Т.

Эндемик (?)

П р и м е ч а н и е. P. Wendelbo и B. Mathew (1975) во «Flora Iranica» отождествили *I. hyrcana* с *I. reticulata*, с чем, на наш взгляд, нельзя согласиться, учитывая биологические особенности этих таксонов.

6. *I. winogradowii* Fomin, 1914, Тр. Тифл. бот. сада, 12, 2, Приложение: 64. — *Iridodictyum winogradowii* (Fomin) Rodionenko, 1961, Род Ирис: 202.

Описан из Грузии (Аджаро-Имеретия). Т у р u s: «Prov. Tiflis, distr. Gori. In regione subalpina montis Lomis-Mta jugi Adžaro-Imeretici (Carthalinia super. A. A.). 28 IV (11 V) 1931 fl. L. Mlokosiewicz» (h o l o. c u m i s o. — LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЗЗ: Абх., Адж.; ЮЗЗ: Месх.

Эндемик.

Subgen. *Iris*

Sect. *Limniris* Tausch

Subsect. *Apogon* Bentham

Ser. *Sibiricae* (Diels) Lawrence

7. *I. sibirica* L., 1753, Sp. Pl.: 38.

Описан из Австрии, Швейцарии и Сибири («...in Austriae, Helvetiae, Sibiriae pratis»).

ЗП: Аз.-Куб.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ.: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.

Указан: ЗК: Адаг.-Пшиш. (С. В. Бондаренко, устное сообщение), СЗЗ (Зернов, 2002).

Центр., Юго-Вост. (Балканы) и Вост. Европа, Сев., Юго-Зап. (сев.-вост. Турция), Центр. (Монголия) Азия.

Ser. *Laevigatae* (Diels) Lawrence

8. *I. pseudacorus* L. 1753, Sp. Pl.: 38.

Описан из Европы («...in Europa ad ripas paludum fossarum»).

ЗП.: Аз.-Куб.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сул.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В.-Кум., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; Т.

Атл., Центр., Юго-Вост. и Вост. Европа; Средиз. (Марокко, Сирия); Сев. (зап.), Юго-Зап. (Турция, Иран) Азия.

Sect. *Unguiculares* (Diels) Rodionenko

9. *I. lazica* Albov, 1895, Тр. Тифл. бот. сада, 1. Дополн.: 232. — *I. unguicularis* Poir. var. *lazica* (Albov) Dykes, 1913, Gen. Iris: 54. — *Syphonostylis lazica* (Albov) Schulze, 1965, Österr. Bot. Zeitschr. 112, 3 : 339.

Описан из Аджарии. Т у р u s: «Tschoroch. 19 IV 1893, № 29. G. Radde». (h o l o. — LE!).

ЗЗ: Адж., Рион.-Квир.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Sect. *Xyridion* Tausch

Ser. *Spuriae* (Diels) Lawrence

10. *I. notha* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 45. — *I. spuria* L. subsp. *notha* (Bieb.) Aschers. et Graebn. 1906, Syn. Mitteleur. Fl. 3 : 496.

Описан с Северного Кавказа («Hab. in collibus herbidis promontorii caucasici septentrionalis, circa thermas Constantinomontanas, Stauropolin et alibi...»). Lectotypus (Mikheev, hoc loco): «Ex collibus herbidis circa thermas Constantinomontanas, ad Beschtau, 1813 [Bieb.]» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг.

Эндемик.

11. *I. demetri* Achverd. et Mirzoeva, 1950, Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, 7 : 27. — *I. prilipkoana* Kem.-Nath., 1951, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16 : 3.

Описан из Армении. Typus: «SSR Armeniae. Distr. Kotjak. In vicinis pag. Gokht. Prope monasterium Geghart. 17 VII 1945. A. Achverdov et N. Mirzoeva» (holo. — ERE 143513/1-2).

ЦЗ: Лори; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг., Нах.

Указан для: Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция) (Карягин, 1952 : 222, sub *I. prilipkoana*).

12. *I. halophila* Pall., 1773, Reise, 2 : 733, id., 1776, Reise, 3 : 713. — *I. güldenstedtiana* Lepech., 1784, Acta Acad. Sci. Petropol. (pro a. 1781), 1 : 292. — *I. spuria* L. subsp. *halophila* (Pall.) Mathew et Wendelbo, in Rech. f., 1975, Fl. Iran., 112 : 23.

Описан из Зауралья, 1773 («...inter fontalitia Shelesenka et Jamyschewa ad Artin»), а также низовьев Кумы, 1776 («...etiam in depressis deserti Cumani»). Тип неизвестен.

ЗП; ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ЗК; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сул.; СЗЗ: Анап.-Гел.

Вост. Европа (южн.), Сев. (юг Зап. Сиб.), Ср. (сев.-вост.), Центр. (Монг.) Азия.

13. *I. musulmanica* Fomin, 1909, Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 46, p. p., quoad pl. ex Armenia. — *I. spuria* L. subsp. *musulmanica* (Fomin) Takht., 1972, в Тахт. и Ан. Фед., Фл. Ерев.: 330.

Описан из Армении и Азербайджана («Habitat in humidis salsis prov. Elisabethpol, distr. Areschensis prope Nametabad-nour; in provincia Erivan, distr. Nachiczevan, in salsis humidis prope stationem Davalu»). Lectotypus (Mikheev, 2003 : 76): «Davalu» (TBI).

ЮЗ: Ерев., Сев., Занг., Мегр.-Зан., Нах.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

14. *I. carthaliniae* Fomin, aggr.

а) *I. carthaliniae* Fomin, 1909, Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 44. — *I. violacea* Klatt, 1868, Linnaea, 35 : 384, non Savi, 1815, nec Sweet, 1827. — *I. klattii* Kem.-Nath., 1951, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 16 : 5. — *I. musulmanica* Fomin, 1909, Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 46, p. p., quoad pl. ex distr. Gandzha et syntypum.

Описан по культивированным экземплярам, собранным в Грузии близ Мцхети («Habitat in humidis prope Mzchet»). Lectotypus (Кутателадзе, 1971 : 17): «*Iris carthaliniae* Fomin, 19... Determ. А. Фомин» (TBI).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю.-Ос.; ВЗ.; Т.

Эндемик.

Примечание. Наше мнение о том, что низменные территории Восточного Закавказья и Талыша населены не *I. musulmanica*, а *I. carthaliniae*, изложено нами

в другой работе (Михеев, 2003), специально посвященной касатикам серии *Spuriae*. Оно в значительной мере основано на представлениях Б. А. Федченко (1935). А. А. Гроссгейма (1940), И. И. Карягина (1952), а также на результатах культивирования разных видов этой серии в условиях г. Пятигорска. О принадлежности талышинских и евлахских популяций к одному и тому же виду пишет и Н. Б. Алексеева (2001).

b) *I. pseudonotha* Galushko, 1983, Фл. Сев. Кавк. и вопросы ее истории, 4 : 9.
Описан из Восточного Предкавказья. Typus: «Восточное Предкавказье, нижнее течение р. Кумы, между сел. Величаевское и пос. Кумским, в солонцеватых понижениях, 30—40 м над ур. м. 20 VI 1973. А. Галушко» (LE?).
ВП; ВК: В. Сул., ?Ман.-Самур.
Эндемик.

Ser. *Gramineae* Rodionenko

15. *I. colchica* Kem.-Nath., 1938, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), вып. 3 : 3. — *I. graminea* auct. non L.: Родионенко, 1961, Род Ирис: 192.
Описан из Западной Грузии («Hab. Georgia occid.»). Lectotypus (Mikheev, hoc loco): «Гумское ущелье (г. Гумбиху). Абхазия. Н. Альбов» (iso. — LE!).
ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сул., Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адлер., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.
Эндемик.
Примечание. Несмотря на то что Л. М. Кемулярия-Натадзе отказалась от признания своего вида в качестве самостоятельного (см. Гагнидзе и Кемулярия-Натадзе, 1985 : 132), мы воздерживаемся от отнесения *I. colchica* Kem.-Nath. в синонимы *I. graminea* L., поскольку вопрос о статусе этого вида требует дальнейшего исследования, и преимущественно посредством наблюдения за ним в условиях культуры. Образцы *I. colchica*, собранные на Аибге (Н. Н. Портениер, 2 VII 2002 — LE!) и в верховьях Псоу (А. Солодько, 16 VII 1995 — LE!) в субальпийском поясе, не производят впечатления злаколистных растений, как выше приведенный типовой образец. Листья у них скорее мечевидные, до 3 см шир., сами растения более мощные, цветки до 11—12 см в диам. В основном такие растения на Кавказе преобладают.

16. *I. marschalliana* Bobr., 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 7. — *I. humilis* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 33, non Georgi, 1775. — *I. pontica* auct. non Zapal.: Грубов, 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 35, p. p., quoad pl. caucas.
Описан с Северного Кавказа («Habitat in Caucasi subalpini graminosis montanis; circa acidulam Narzana haud rara»). Lectotypus (Mikheev, hoc loco): «Ex Caucaso. Circa Narzana lecta. [Bieb.]» (LE!).
ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Кум., Малк.
Эндемик.
Примечание. На наш взгляд, объединение *I. marschalliana* Bobr. с *I. pontica* Zapal., практикуемые в настоящее время, представляется необоснованным, хотя Биберштейн указывал на произрастание *I. humilis* и в Бессарабии (цит. соч., 1819, 3 : 45). Г. Цапалович знал это и при описании свой новый вид сравнивал с *I. humilis* Центрального Кавказа, найдя целый ряд отличительных признаков. До сих пор их значимость никто не опровергал.

Sect. *Iris*

Ser. *Pumilae* Lawrence

17. *I. pumila* L. aggr.

a) *I. pumila* L., 1753, Sp. Pl. : 38. — *I. aequiloba* Ledeb., 1823, Index Sem. Hort. Dorpat.: 4 — *I. taurica* Lodd., 1830, Bot. Cab.: tab. 1506.
Описан из Европы («...in Austriae, Pannoniae collibus apricis»).
ЗП; ВП; ЗК; ЦК; ВК; СЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Йорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н.-Кур., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Севан.
Центр. и Вост. Европа; Средиз.; Сев. Азия (Зап. Сибирь).

b) *I. alexeenkoi* Grossh. 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 6.
Описан из Азербайджана («Азербайджанская ССР, Исмаиллинский р-н, окр. сел. Ивановка»). Typus: «Prov. Baku. Distr. Geok-czai. Prope pag. Ivanovka. In decliv. lapidos. merid. inter frutices collucatus. 2800′. 12 IV 1902. Alexeenko».
ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Йорск.-Шек., Мург.-Муровд.
Эндемик.

18. *I. timofeevii* Woronow, 1924, Бот. мат. Герб. Главн. бот. сада РСФСР, 5, 4 : 62.
Описан по образцам, выращенным из корневищ, собранных А. А. Гроссгеймом в Дагестане («Culta in sectione caucasici Horti Tiflisiense a rhizomatibus a cl. A. Grossheim e Daghestaniae distr. Andi a. 1915 allatis»). Typus: «Буцрах в б. Андийском округе. А. Гроссгейм» (holo. — TBI?).
ВК: В. Сул., Ман.-Самур.
Эндемик.

19. *I. scariosa* Willd. ex Link, 1820, Jahrb. Bot. Gart. Berlin, 1, 3 : 71.
Описан из низовий Волги. Typus: Herb. Willd. N 959 (B ?).
ВП.
Вост. Европа (юго-вост., низовья Волги).

20. *I. furcata* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 42. — *I. aphylla* auct. non L.: Федченко, 1935, во Фл. СССР, 4 : 551, p. p.
Описан с Северного Кавказа («Per totius Caucasici septentrionalis herbida aprica communis est»). Syntypi: «Ex Caucaso Rhuteno. In vicinia montis Beschtau lecta.; Caucasus; ad thermas Constantinomontanas. 1813». Lectotypus (Mikheev, hoc loco): «ad thermas Constantinomontanas. 1813. [Bieb.]» (sub: «*Iris biflora*, Flor. t.-cauc. [1 : 31]») (LE!).
ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.;ЗК; ЦК; ВК; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Лори; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан.
Эндемик.

Ser. *Elatae* Lawrence

21. *I. germanica* L., 1753, Sp. Pl.: 38.
Описан из Германии («...in Germania editis»).
На Кавказе повсюду разводится во множестве сортов и нередко дичает.
Центр. Европа (юг); Средиз.

22. *I. imbricata* Lindl., 1845, Edwards's Bot. Reg. 31 : tab. 35.
Описан по культивированным образцам Herbert'a.

Lectotypus (Mikheev, hoc loco): loc. cit. tab. 35.
ВК: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Дар., Занг., Ю. Караб., Мегр.-Зан., Нах.; Т. Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

23. *I. pallida* Lam., 1789, Encycl. Méth. Bot. 3 : 294.
Описан по культивированным образцам, происходящим из Юго-Западной Азии («Cette plante est cultive depuis long temps au Jardin du Roi; ...Je presume du'elle est originaire du Levant ou de l'Asie»).
На Кавказе широко распространен в культуре и встречается одичавшим. Местами заросли этого вида выглядят как аборигенные, например в Мургуз-Муровдагском флористическом районе.
Центр. Европа (юг), Средиз. (сев. и вост.), Юго-Зап. Азия.

Sect. *Oncocyclus* (Siemss.) Baker

Ser. *Ibericae* Gawr.

24. *I. iberica* Hoffm., 1808, Comm. Soc. Phys. Mosq. 1 : 41.
Описан из Грузии («Hab. in collibus inter Tiflis et fluvium Kziam rarior»). Typus: (Кутателадзе, 1976): «*Iris iberica* Stev. Iberia». (Herb. Hoffm. N 414: MW).
ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд., Йорск.-Шек.
Эндемик.
Примечание. Автором *I. iberica*, возможно, является X. Стевен, опубликовавший описание этого вида в работе F. Bieberstein (1808 : 30). (См. также примечание к *I. caucasica*).

25. *I. elegantissima* Sosn., 1915, Вест. Тифл. бот. сада, 36 : 2. — *I. iberica* Hoffm. subsp. *elegantissima* (Sosn.) An. Fed. et Takht., 1972, в Тахт. и Ан. Фед., Фл. Ерев.: 331.
Описан из сев.-вост. Турции (бывш. Турецкая Армения). Lectotypus (Габриэлян, 2001 : 130): «Prov. Kars. Distr. Olty. Inter Tedzerek et Toprach-Kala, in collibus siccis. 15 V 1912». (TBI).
ЮЗ: Ерев., Сев., Нах.
Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

26. *I. lycotis* Woronow, 1915, Изв. Кавк. муз. 9 : 35. — *I. iberica* Hoffm. subsp. *lycotis* (Woronow) Takht., 1972, в Тахт. и Ан. Фед., Фл. Ерев.: 330.
Описан из Нахичеванской АР («Hab. in prov. Erivan distr. Nachičevan, montes Darrydagh ad Džulfam N versus, in declivibus graminosis, ubi 24 V 1914 a me detectus»). Typus: «...prov. Erivan distr. Nachičevan, montes Darry-dagh. 23 V 1914. N 13 764. G. Woronow» (holo. — LE!).
ЮЗ: Ерев., Дар., Нах.
Юго-Зап. Азия (юго-вост. Турция, сев.-вост. Ирак, сев. и сев.-зап. Иран).

27. *I. camillae* Grossh., 1928, Pl. Or. Exs., № 357.
Описан из Азербайджана. Typus: «Transcaucasia, Azerbaidzhan, prov. Gandzha, distr. Kazach, prope lacum Kazan-gel; in lapidosis. 29 IV [19]28. Leg. A. Kolakovsky» (holo, iso. — LE!).
ВЗ: Мург.-Муровд., Йорск.-Шек.
Эндемик.

Ser. *Paradoxae* Gawr.

28. *I. paradoxa* Stev., 1817, Mem. Soc. Nat. Moscou, 5 : 355. — *I. annae* Grossh., 1950, Бот. мат. (Ленинград), 13 : 4.

Описан из Грузии («In Iberiae collibus apricis»). Typus: «In Iberia» (H).

ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ; Т.

?Эндемик.

29. *I. medwedewii* Fomin, 1909, Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 43. — *I. paradoxa* f. *choschab* (Hoog) Mathew et Wendelbo, 1975, in Rech. f., Fl. Iran., 112 : 31. — *I. paradoxa* var. *choschab* Hoog, 1901, Gard. Chron. ser. 3, 29 : 104. — *I. paradoxa* subsp. *choschab* (Hoog) Gawr., 1986, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 41 : 75, cum auct. comb. (Baker) Gawr.

Описан по садовому экземпляру Тифлисского Бот. сада, происходящему из Талыша («Hab. in prov. Talysch, districtus Lenkoran prope pagum Kosmalian, ubi a cl. A. Schelkovnikovio detecta est»). Местонахождение типа неизвестно (BAK?).

Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

Примечание. Вероятно, *I. paradoxa* Stev. и *I. medwedewii* Fomin следует принимать в ранге подвидов, как это предложил Б. Д. Гавриленко (1986). К сожалению, его комбинация не оформлена должным образом (неверно указан автор базионима, не указан тип). Мы оставляем *I. medwedewii* в ранге вида еще и потому, что в пользу этого свидетельствуют наблюдения Э. Ц. Габриэлян (2001).

Ser. *Acutilobae* Gawr.

30. *I. acutiloba* C. A. Mey., 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 32. — *I. fominii* Woronow ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 155.

Описан из Азербайджана («In collibus siccis prope Baku»). Typus: «In collibus prope Baku, a 7 aprili m. 1830. № 74» (holo. cum iso. — LE!).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв., Н.-Кур.

?Эндемик.

31. *I. helena* C. Koch, 1870, Wochenschr. Gärtn. Pflanzenk. 13 : 179. — *Oncocyclus helena* C. Koch, 1848, Linnaea, 21 : 639 nom. inval. (sine diagn.). — *I. acutiloba* var. *lineolata* Trautv., 1871, Тр. Петерб. бот. сада, 1, 1 : 24. — *I. lineolata* (Trautv.) Grossh., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 221. — *I. acutiloba* subsp. *lineolata* (Trautv.) Mathew et Wendelbo, in Rech. f., 1975, Fl. Iran., 112 : 32. — *I. ewbankiana* Foster, 1901, Gard. Chron., Ser. 3, 29 : 397.

Описан из Азербайджана. («In der schwäbischen Dorfes Helenendorf bei Elisabethpol»). Местонахождение типа неизвестно.

ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. (Турция, Иран); Ср. (Туркмения) Азия.

32. *I. schelkownikowii* (Fomin) Fomin, 1909, в Фомин и Воронов, Опред. раст. Крыма и Кавк., 1 : 299. — *I. acutiloba* var. *schelkownikowii* Fomin, 1904, Тр. Тифл. бот. сада, 6, 3 : 44.

Описан из Азербайджана («Habitat in collibus aridis Karadsha-dagh prope jugum Bos-dagh Transcaucasiae orientalis secum ripam sinistrum Cyri»). Typus: «Возвышенность Караджа-даг (Ареш. у.). 27 III 1909, А. Шелковников». Neotypus?: Notae criticae in sched. An. A. Fedorov, 1963: «E loco classico! Topotypus!» (TBI?, iso. — LE!).

ВЗ: Йорск.-Шек., Н. Кур.
Эндемик.?

33. *I. grossheimii* Woronow ex Grossh., 1928, Фл. Кавк., 1 : 255.
Описан из Южного Закавказья («Нах. г. Союх»). Lectotypus (Габриэлян, 2001 : 133): «Prov. Nachitschevan, prope pag. Sojuch, culta in sect. cauc. 30 IV 1925. Leg. E. Koenig» (TBI).
ЮЗ: Мегр.-Зан., Нах.
Эндемик.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Т. В. Егоровой за ценные консультации.
Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Н. Б. О таксономическом статусе *Iris musulmanica* и *I. klattii* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 154—156.
Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Биология ирисов флоры Армении. Ереван, 1982. 86 с.
Воробьева Ф. М., Онипченко В. Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника. М., 2001. 100 с.
Габриэлян Э. Ц. Род *Iris* L., Касатик // Флора Армении. Lichtenstein, 2001. Т. 10. С. 115—146.
Гавриленко Б. Д. Материалы к изучению изменчивости кавказских касатиков // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1955. Вып. 18. С. 86—93.
Гавриленко Б. Д. К изучению естественной гибридизации у видов рода *Iris* L. из секции *Oncocyclus* Baker в Закавказье // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1956. Вып. 19. С. 50—56.
Гавриленко Б. Д. Варьирование окраски цветков у *Iris paradoxa* Stev. (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 822—824.
Гавриленко Б. Д. Новые данные о северном пределе распространения ирисов подсекции *Oncocyclus* Baker // Бюл. ГБС. 1976. Вып. 99. С. 25—28.
Гавриленко Б. Д. Узкодольные ирисы-онкоциклы Кавказа // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1972. Вып. 29. С. 85—96.
Гавриленко Б. Д. К таксономии ирисов-онкоциклов (*Iridaceae*) // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1986. Вып. 41. С. 73—76.
Гагнидзе Р. И., Кемулярия-Натадзе Л. М. Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми. Тбилиси, 1985. 148 с.
Галушко А. И. Флора Северного Кавказа (Определитель). Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.
Галушко А. И. Новые таксоны Северного Кавказа и новые находки // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1983. Вып. 4. С. 6—16.
Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1928. Т. 1. 296 с.
Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.
Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1990. Т. 2. 280 с.
Зернов А. С. Определитель сосудистых растений севера российского Причерноморья. М., 2002. 283 с.
Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополья. Ставрополь, 2001. 200 с.
Карягин И. И. *Iris* L. — Касатик, Ирис // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 214—236.
Кемулярия-Натадзе Л. М. *Iris* L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1941. Т. 2. С. 535—543.
Кемулярия-Натадзе Л. М. О новых и критических видах рода *Iris* L. на Кавказе // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1951. Вып. 16. С. 2—6.
Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 362 с.
Колаковский А. А. Флора Абхазии. Тбилиси, 1986. Т. 4. 362 с.
Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Кутателадзе Ш. И. Номенклатурные типы видов, описанных из окрестностей Тбилиси. Тбилиси, 1976. 142 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Михеев А. Д. Критические заметки о видах из родства *Iris spuria* L. (*Iridaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 73—80.

Очиаури Д. А. Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси, 1981. 120 с.

Радде Г. И. Коллекции Кавказского музея. (Ботаника: Гербарий). Тифлис, 1901. Т. 2. 202 с.

Раджи А. Д. Дикорастущие виды флоры Дагестана, нуждающиеся в охране. Махачкала, 1981. 84 с.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 216 с.

Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И. Конспект высших растений Хеви. Тбилиси, 1975. 206 с.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 146 с.

Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А. Флора Еревана. Л., 1972. 394 с.

Федченко Б. А. Род Касатик — *Iris* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 511—576.

Филиппов Ю. А. Крымско-кавказские виды семейства *Iridaceae* // Зап. Крымск. об-ва естествоисп. и любителей природы. 1920. Т. 7. С. 39—52.

Фомин А. В. Несколько новых видов растений из Закавказья // Вестн. Тифл. бот. сада. Тифлис, 1909. Вып. 14. С. 43—56.

Шевченко Т. Г. *Iris scariosa* Willd. ex Link на Северном Кавказе // Фл. Сев. Кавказа и вопросы ее истории. 1979. № 3. С. 78—84.

Шевченко Т. Г. Редкие и эндемичные виды ириса Предкавказья // Охрана и рациональное использование растительного мира Ставропольского края. Ставрополь, 1986. С. 43—52.

Шхиян А. С. *Iridaceae* Lindl. // Определитель растений Грузии. Тбилиси, 1969. Т. 2. С. 327—331.

Ali S. J., Mathew B. Flora of Pakistan. Karachi, Missouri, 2002. Vol. 202. 38 p.

Bailey L. H., Bailey E. Z. Hortus Third. New York—London, 1978. 601 p.

Bieberstein F. A. M. Flora taurico-caucasica. Charkoviae, 1808. T. 1. 478 p.

Hoffmann G. F. Descriptionem plantarum Iberiae nondum cognitarum. Commentationes ad historiam naturalem pertinentes // Comm. Soc. Phys. Mosq. 1808. Vol. 1. P. 38—56.

Klatt F. W. *Iris violacea* F. W. Klatt // Linnaea. 1867/68. Bd 35. S. 384.

Köhlein F. *Iris.* Stuttgart, 1981. 360 S.

Mathew B. The *Iris* L. London, 1981. 202 p.

Mathew B. *Iris* L. / Ed. by P. H. Davis. Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 382—410.

Wendelbo P., Mathew B. *Iris* / Ed. by K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1975. Lfg. 112. S. 13—68.

SUMMARY

The synopsis of the Caucasian indigenous species and subspecies (35 taxa) of the genus *Iris* is presented, with the citation of the main synonymy, types and geographical ranges.

УДК 582.005 : 581.522 : 582.623.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© И. В. Беляева,[1] Б. Кирхнер,[2] С. Ю. Ковалев,[3] Л. А. Семкина[1]

ТАКСОНОМИЯ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ *SALIX BICOLOR* (*SALICACEAE*)

I. V. BELYAEVA, B. KIRCHNER, S. Yu. KOVALEV, L. A. SEMKINA.
TAXONOMY, VARIABILITY AND DISTRIBUTION OF *SALIX BICOLOR* (*SALICACEAE*)

[1] Ботанический сад Уральского отделения РАН
620141 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: irinavbelyaeva@mail.ur.ru
[2] Botanical Garden of Ruhr-University Bochum
Universitystr., 150, Germany
E-mail: bernd.kirchner@ruhr-uni-bochum.de
[3] Уральский государственный университет
620083 Екатеринбург, ул. Ленина, 51
E-mail: sergey.kovalev@usu.ru
Поступила 29.04.2002
Окончательный вариант получен 15.05.2003

Обсуждается таксономический статус *Salix bicolor*, внутривидовая структура и положение в секции *Arbuscella*. В синонимы *S. bicolor* сведены *S. hegetschweileri* и *S. cantabrica*. Сделана новая комбинация *S. bicolor* subsp. *basaltica* (Coste) Beljaeva.

Ключевые слова: таксономия, изменчивость, распространение, *Salix*.

Таксономия *Salix bicolor* Ehrh. ex Willd. и родство этого вида с другими ивами секции *Arbuscella* Seringe ex Duby, такими как *S. phylicifolia* L., *S. hegetschweileri* Heer, *S. basaltica* Coste и *S. cantabrica* Rech. f., широко дискутировались в литературе последних лет (Neumann, 1981; Chmelař, Meusel, 1986; Büchler, 1988; Hörandl, 1992; Rechinger, 1992; Lautenschlager, 1994; Zander, 1996; Skvortsov, 1999, и др.). Объем перечисленных таксонов и распространение этих ив трактуется исследователями по-разному. В связи с этим целью настоящей работы было выяснение таксономического ранга *S. bicolor*, ареала и отношений с другими видами названной секции.

В 1789 г. в Германии, в местечке Brocken (Harz), была найдена ива, названная J. Ehrhart *S. bicolor* (ива двуцветная) и представленная в 5-й серии эксикат «Arbores, Frutices et Suffrutices Linn. quas in usum Dendrophilorum collegit et exiccavit Fr. Ehrhart». Как указывают М. Н. Караваев и А. В. Барсукова (1968), названная серия эксикат была подобрана для любителей зеленых насаждений, дендрологов, садоводов и лесничих и издавалась с 1787 по 1793 г. Основываясь на этих эксикатах, C. Willdenow в 1796 г. описал новый вид ивы. Согласно описанию, основными отличительными особенностями *S. bicolor* являются коротко заостренные эллиптические листья с неясными тонкими зубчиками по краю, блестящие сверху, а снизу опушенные короткими прямыми, далеко расставленными и прижатыми волосками.

Одна из эксикат Ehrhart'а, послуживших для описания *S. bicolor*, поступила в Гербарий Московского университета, затем, по всей вероятности, вместе с остальными ивами была изъята Г. Ф. Гофманом и впоследствии утеряна (Караваев, Барсукова, 1968). Популяция *S. bicolor* в местечке Brocken (locus classicus) была уничтожена в ходе хозяйственной деятельности в этой местности. Последняя находка *S. bicolor* в горном массиве Гарц была сделана в 1961 г. (Zander, 1996). В присланном гербарии из Berlin-Dahlem нам также не удалось обнаружить гербарных образцов, по которым было сделано описание.

В «Species plantarum» Willdenow (1806) описал еще 2 вида: *S. weigeliana* и *S. schraderiana*, которые, судя по описаниям и гербарным образцам, отражали лишь степень изменчивости *S. bicolor* и затем были сведены N. Andersson (1867) в сино-

нимы последней. В этой же работе описан еще один вид из этой секции — *S. rhaetica* Anderss., который B. Floderus (1940) трактовал в качестве подвида — *S. bicolor* subsp. *rhaetica.* В работе по ивам Швейцарии, принадлежащей R. Buser (1940), *S. bicolor* рассматривается как синоним северной *S. phylicifolia.* В то же время автор пишет, что раньше он был склонен понимать *S. bicolor* как альпийский вид, параллельный бореальной *S. phylicifolia*, по аналогии с *S. helvetica* Vill. и *S. lapponum* L. А. К. Скворцов (1968; Skvortsov, 1999) рассматривает *S. bicolor* в качестве синонима сделанной им комбинации *S. phylicifolia* subsp. *rhaetica.* Однако ранее Скворцов (1961) считал *S. bicolor* самостоятельным видом. В работах большинства европейских исследователей *S. bicolor* трактуется в ранге вида. Так, A. Neumann (1981) и J. Chmelař, W. Meusel (1986) в состав *S. bicolor* включают *S. basaltica*, при этом не давая последней какого-либо внутривидового ранга. E. Hörandl (1992), основываясь на работе Buser (1940) и принимая его трактовку этого вида, оставляет вопрос о таксономическом статусе *S. bicolor* открытым и не сводит ее в синонимы *S. phylicifolia.* Ряд исследователей (Шляков, 1956; Rechinger, 1957, 1964, 1987, 1992; Lautenschlager, 1981; D. Lautenschlager-Fleury, E. Lautenschlager-Fleury, 1991, 1994; Zander, 1996) признают самостоятельность *S. bicolor* наряду с такими же «спорными» видами этой группы как *S. hegetschweileri*, *S. basaltica* и *S. cantabrica.*

Так же, как и *S. bicolor*, много споров со времени своего описания вызывает *S. hegetschweileri* (Heer in Hegetschweiler, 1840). Одними авторами (Andersson, 1867; Floderus, 1940; Neumann, 1981; Chmelař, Meusel, 1986; Rechinger, 1992; Hörandl, 1992) она трактуется как самостоятельный вид — эндемик Центральных Альп, другими (Buser, 1940; Скворцов, 1968; Paiero, Schoepf, 1981; Skvortsov, 1999) рассматривался как синоним *S. phylicifolia*, третьими (Büchler, 1988; D. Lautenschlager-Fleury, E. Lautenschlager-Fleury, 1991) — как гибрид. Причину разной трактовки этого вида Floderus (1940) и Buser (1940) видели в смешении самим O. Heer образцов *S. hegetschweileri* и *S. hastata* L. при сборе и описании. На эту же причину указывают в своих работах Rechinger (1992), Hörandl (1992) и D. Lautenschlager-Fleury, E. Lautenschlager-Fleury (1991).

S. basaltica, описанная H. Coste (1896) как гибрид *S. pentandra* L. и *S. aurita* L., трактуется Скворцовым (1968; Skvortsov, 1999) и Rechinger (1987, 1992) как хороший вид. Описанная в 1962 г. Rechinger *S. cantabrica* отнесена Скворцовым (1968) в синонимы *S. basaltica.*

Материал и методика

Работа проводилась с 1997 по 2002 г. По видам секции *Arbuscella* рода *Salix* проанализированы материалы гербарных фондов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) в Санкт-Петербурге, Главного ботанического сада РАН (MHA) и Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) в Москве, Пермского государственного университета им. А. М. Горького (PERM), Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН (SVER) в Екатеринбурге, Botanisches Museum (B), Berlin-Dahlem, Institüt für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin (BSB), Berlin-Dahlem, Botanische Staatssammlung (M), München, Institut für Allgemeine Botanik (HBG), Hamburg, Institut für spezielle Botanik, Eidgenössische Technische Hochschule (ZT), Zürich и др. Всего изучено более 2000 гербарных образцов, относящихся к *S. phylicifolia*, *S. bicolor*, *S. hegetschweileri*, *S. basaltica* и *S. cantabrica.* В 1997— 2001 гг. проведены экспедиционные исследования в Альпах, Пиренеях,

Образцы видов *Salix,* исследованные RAPD-анализом

№ п/п	№ в коллекции Ботанического сада УрО РАН	Название	Происхождение	Пол
1	5697	*S. bicolor*	Брокен, Гарц, Германия	♀
2	2276	*S. phylicifolia*	Окрестности Свердловска, Россия	♂
3	20397	*S. pulchra*	Аляска, США	♂
4	3397	*S. foetida*	Доломиты, Италия	Неизвестен
5	1697	» »	Неизвестно	»
6	11197	*S. rhamnifolia*	Алтай, Россия	♂
7	778	*S. divaricata*	Сибирь, Россия	♀
8	16097	*S. foetida*	Доломиты, Италия	♀
9	11897	*S. characta*	Алтай	Неизвестен
10	5497	*S. phylicifolia*	Неизвестно	»
11	397	*S. kazbekensis*	Кавказ	»
12	13197	*S. saposhnikovii*	Тува, Россия	»
13	2376	*S. phylicifolia*	Окрестности Свердловска, Россия	♀
14	1578	*S. kalarica*	Сибирь, Россия	♀
15	12997	*S. foetida*	Доломиты, Италия	Неизвестен
16	1591	*S. arbuscula*	Хибины, Кольский п-ов, Россия	»
17	13398	*S. bicolor*	Рила, Болгария	♂
18	11397	» »	Вогезы, Франция	♂
19	173	» »	Неизвестно	♂
20	13098	» »	»	♂
21	8497	» »	Рила, Болгария	♀
22	10597	» »	Вогезы, Франция	♂

Кантабрийских горах, Французском Центральном массиве, в горном массиве Гарц, во время которых собран гербарный материал. Исследованы живые образцы, культивируемые в Ботанических садах Германии (Botanischer Garter TU Dresden; Forstbotanischer Garten Tharandt, Arktisch-Alpiner Garten, Chemnitz и др.), Латвии (National Botanical Garden, Salaspils) и в Ботаническом саду Уральского отделения УрО РАН (Екатеринбург). Изучена внутривидовая изменчивость признаков, стандартный перечень которых приведен в работе G. Argus (1997). С целью выяснения генетического родства *S. bicolor* с другими видами секции и ее положения в этой группе был применен метод молекулярно-генетического типирования — RAPD — Random amplified polymorphic DNA (Lin et al., 1994; Barker et al., 1999; Hardig et al., 2000). Для этого анализа было использовано 22 образца ив, выращиваемых в Ботаническом саду УрО РАН (см. таблицу). Для снижения субъективного фактора в оценке результатов RAPD-анализа все образцы были зашифрованы и идентифицированы после получения конечного результата. Матрицу дистанций рассчитывали по M. Nei и W.-H. Li (1979), кластерный анализ проводили невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA-unweighted pair group method with arithmetic averages) (Felsenstein, 1989; Вейр, 1995).

Результаты и обсуждение

В ходе сравнительно-морфологического анализа гербарных, в том числе типовых, образцов нами не обнаружено существенных отличий между *S. bicolor*, *S. hegetschweileri*, *S. basaltica* и *S. cantabrica*, а напротив, выявлено их большое сходство (рис. 1—4) и наличие серии переходных форм. Эти факты позволили нам объеди-

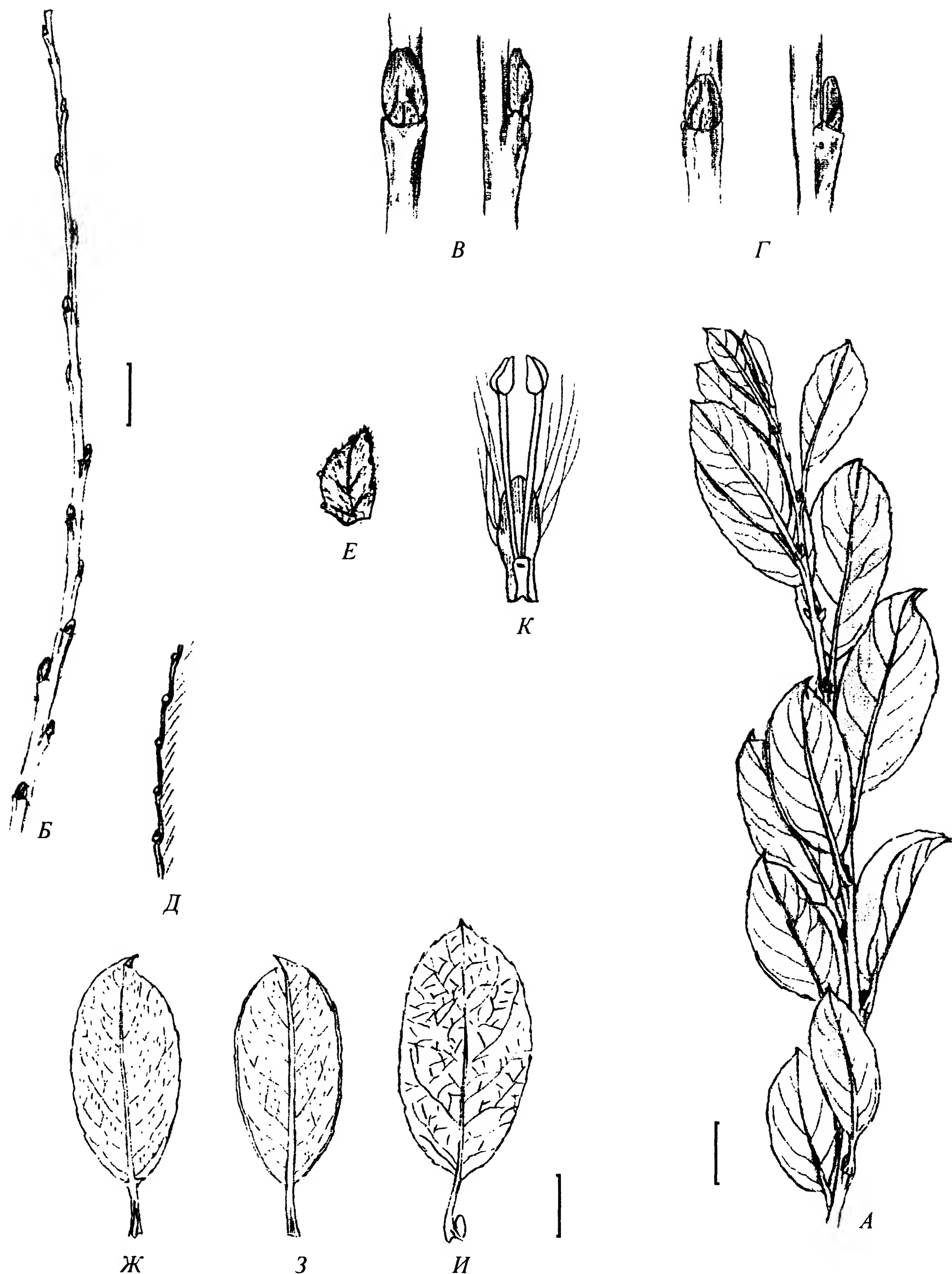


Рис. 1. Особенности морфологии вегетативных и генеративных органов *Salix bicolor*, широко распространенной в арборетумах и питомниках Европы под названием *S. schraderiana* Willd.

А — облиственный однолетний побег, *Б* — однолетний побег в безлистном состоянии, *В* — цветочная почка, *Г* — листовая почка, *Д* — край листовой пластинки, *Е* — прилистник, *Ж* — лист с верхней стороны, *З* — лист с обратной стороны, *И* — жилкование листа, *К* — мужской цветок. Масштабные линейки: *А, Б, Ж—И* — 10 мм. Увеличение: *В, Г* — ×3; *Д* — ×5; *Е, К* — ×10.

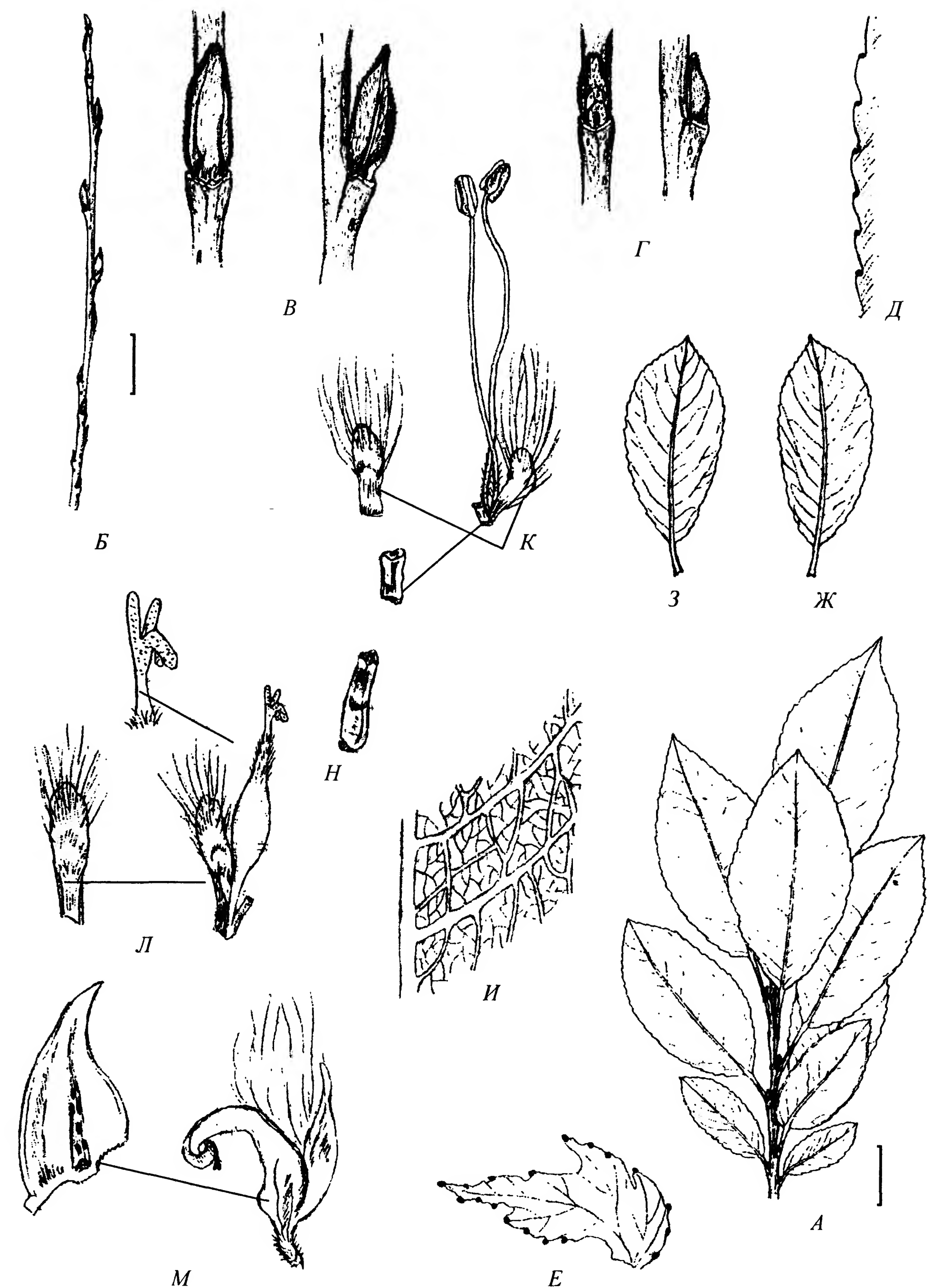


Рис. 2. Особенности морфологии вегетативных и генеративных органов *Salix hegetschweileri*.

А — облиственный однолетний побег, *Б* — однолетний побег в безлистном состоянии, *В* — цветочная почка, *Г* — листовая почка, *Д* — край листовой пластинки, *Е* — прилистник, *Ж* — лист с верхней стороны, *З* — лист с обратной стороны, *И* — жилкование листа, *К* — мужской цветок и прицветная чешуя, *Л* — женский цветок и прицветная чешуя, *М* — плодолистик со следами прикрепления семян, *Н* — семя. Масштабные линейки: *А, Б, Ж, З* — 10 мм. Увеличение: *В, Г* — ×3; *Д, Е* — ×5; *И, М* — ×10; *К, Л* — ×10 и ×15; *Н* — ×15.

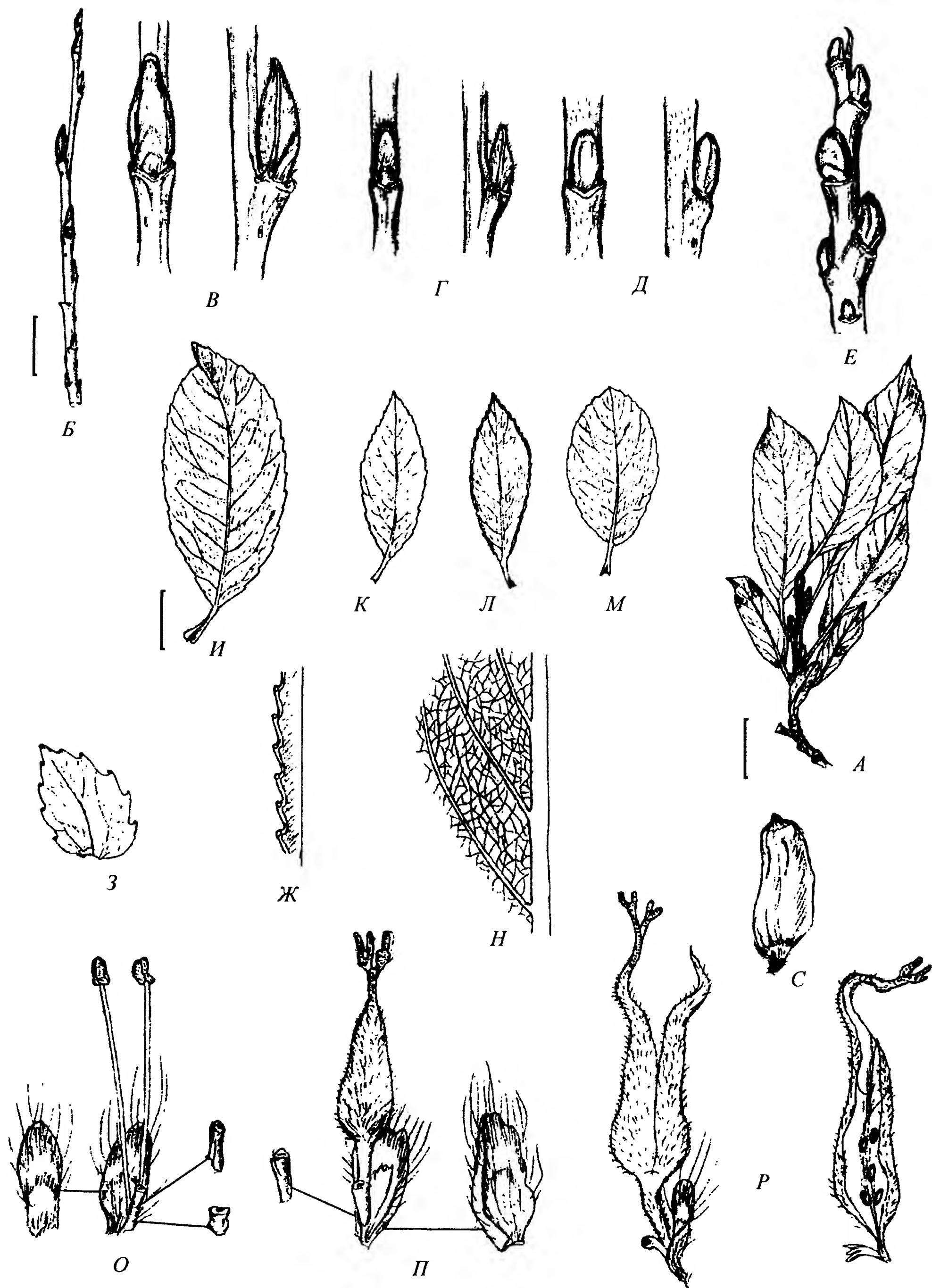


Рис. 3. Особенности морфологии вегетативных и генеративных органов *Salix basaltica*.

А — облиственный однолетний побег, *Б* — однолетний побег в безлистном состоянии, *В* — цветочная почка, *Г, Д* — листовые почки, *Е* — побег с листовыми почками, *Ж* — край листовой пластинки, *З* — прилистник; *И, К* — листья с верхней стороны, *Л, М* — листья с обратной стороны, *Н* — жилкование листа, *О* — мужской цветок и прицветная чешуя, *П* — женский цветок и прицветная чешуя, *Р* — плодолистик со следами прикрепления семян, *С* — семя. Масштабные линейки: *А, Б, И—М* — 10 мм. Увеличение: *В—Е* — ×3; *Ж* — ×5; *З, Н, О—Р* — ×10; *С* — ×25.

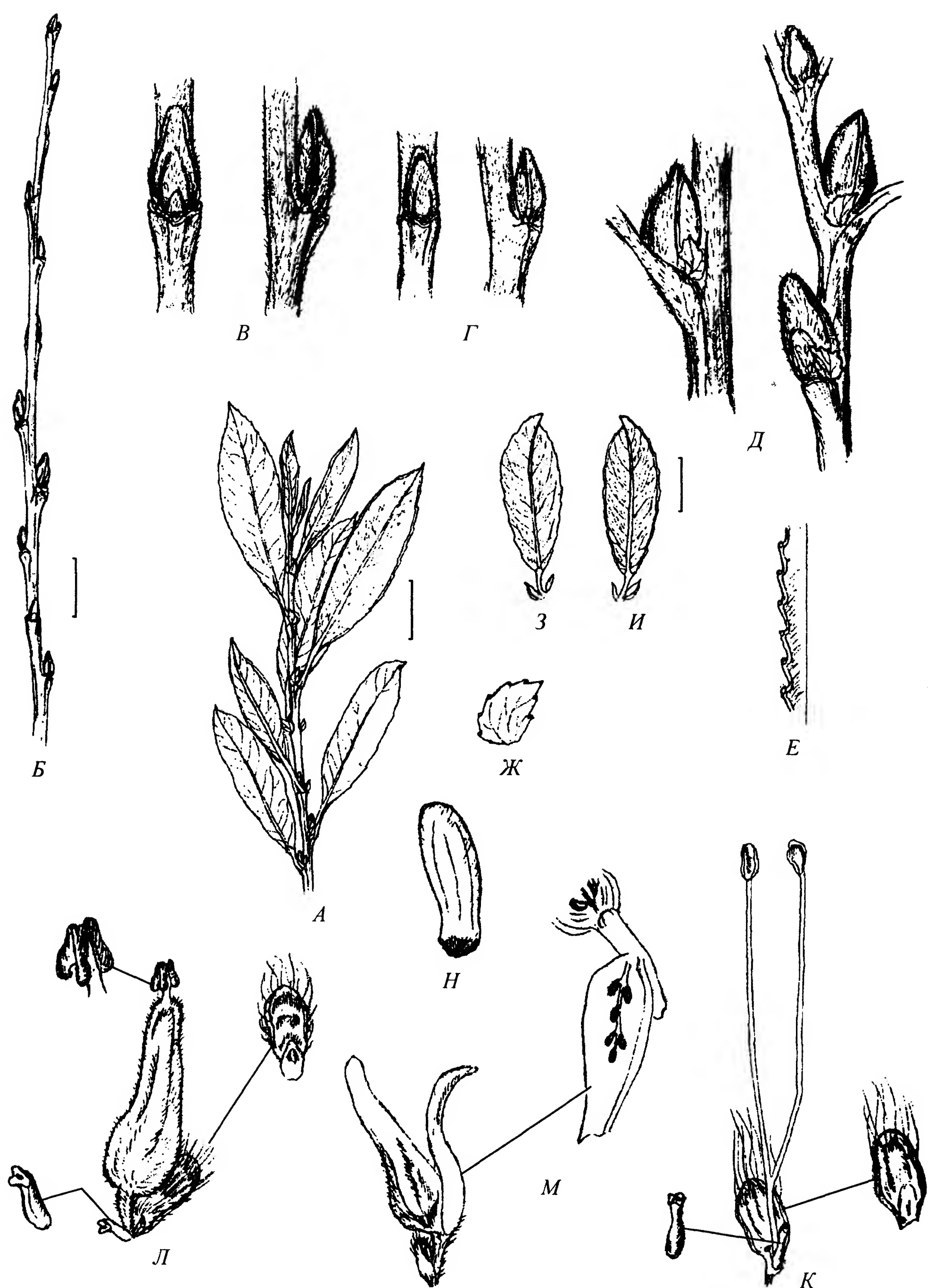


Рис. 4. Особенности морфологии вегетативных и генеративных органов *Salix cantabrica*.

А — облиственный однолетний побег, *Б* — однолетний побег в безлистном состоянии, *В* — цветочная почка, *Г* — листовая почка, *Д* — фрагмент побега в безлистном состоянии, *Е* — край листовой пластинки, *Ж* — прилистник, *З* — лист с верхней стороны, *И* — лист с обратной стороны, *К* — мужской цветок и прицветная чешуя, *Л* — женский цветок и прицветная чешуя, *М* — плодолистик со следами прикрепления семян, *Н* — семя. Масштабные линейки: *А, Б, З, И* — 10 мм. Увеличение: *В–Д* — ×3; *Е, Ж* — ×5; *К–М* — ×10; *Н* — ×25.

нить вышеназванные таксоны в один полиморфный вид — *S. bicolor*. Несмотря на значительную внутривидовую изменчивость, видовой радикал *S. bicolor* все же четко определен. Основными отличительными признаками европейской *S. bicolor* от родственной ей евроазиатской *S. phylicifolia* (рис. 5) являются долго сохраняющиеся прилистники, толстоватые, ребристые почки с тупой или округлой верхушкой; листья, часто чернеющие при сушке, со скрученной верхушкой, опушением (чаще — с нижней стороны), прижатыми белыми и (или) рыжеватыми прямыми волосками и подвернутым краем; продолговатые, большей частью светло-бурые прицветные чешуи с округлой верхушкой; количество семян в коробочке — 10—14. У *S. phylicifolia* прилистники отсутствуют; почки с островатой оттянутой в носик, отогнутой от побега верхушкой; листья при сушке никогда не чернеют, всегда голые с обеих сторон, верхушка листьев не скручена, край листа не подвернут; прицветные чешуи большей частью черные или двуцветные с более темной, заостренной верхушкой; количество семян в коробочке — 8—12. По морфологическим признакам трудно отнести *S. bicolor* к одной из подсекций, выделяемых Скворцовым (1968). Так, по диморфным почкам ее нужно отнести к подсекции *Bicolores*, а по форме и окраске прицветных чешуй — к подсекции *Arbusculae. S. bicolor* имеет дизъюнктивный ареал (рис. 6) и представлена многочисленными популяциями в Альпах, Вогезах, Центральном Французском массиве, Пиренеях и Кантабрийских горах, а также единично встречается в Судетах, Татрах, Карпатах и на Балканах.

Изменчивость признаков, составляющих видовой радикал *S. bicolor*, отражена на рис. 7. Прилистники присутствуют у 80—100 % особей, причем доля особей с развитыми и долго сохраняющимися прилистниками увеличивается с севера на юг. Заметим, что у *S. phylicifolia* прилистники отсутствуют совсем или развиваются только на порослевых побегах. Это обстоятельство ставит под сомнение находку *S. phylicifolia* в Швейцарских Альпах (D. Lautenschlager-Fleury, E. Lautenschlager-Fleury, 1989). Судя по приведенному описанию, найденный экземпляр принадлежит к *S. bicolor*, так как имеет хорошо развитые прилистники. Самыми изменчивыми на протяжении ареала являются форма и размеры почек, листьев, прицветных чешуй. Так, растения из Кантабрийских гор чаще имеют толстые почки с округлой верхушкой. Напротив, почки растений из Карпат, Татр, Судет и Балкан почти всегда имеют верхушки, оттянутые в уплощенный носик. Заметно изменяется по направлению к южной границе ареала опушение листьев. Если в центральной части ареала — Альпах и Вогезах — встречаются особи с разными типами опушения, то в Кантабрийских горах, Пиренеях и Центральном Французском массиве преобладают растения с листьями, опушенными с обеих сторон. Большая часть растений со скрученной верхушкой листа найдена в Альпах и Центральном Французском массиве. Чернеющие при сушке листья имеет *S. bicolor* из Альп, Вогез, Центрального Французского массива, Пиренеев и Кантабрийских гор. Листья у единичных растений из Карпат, Татр, Судет и Балкан не чернеют при сушке. Окраска прицветных чешуй изменяется от светлой на юге к двуцветной с бурой верхушкой — в центральной и северной частях ареала. Исследована частота встречаемости особей *S. bicolor* с 1 или 2 нектарниками (рис. 7, *E*). У большинства растений имеется 1 (адаксиальный) нектарник. Однако у ив в Пиренеях и Кантабрийских горах в мужских и женских цветках 2 нектарника (адаксиальный и абаксиальный). Наличие 2 нектарников отмечено также у небольшой части растений из Австрийских Альп (Ötztal : Obergurgl).

Итак, изучение изменчивости *S. hegetschweileri*, *S. basaltica* и *S. cantabrica* не выявило морфологических критериев, которые позволили бы выделить эти таксоны в качестве самостоятельных видов.

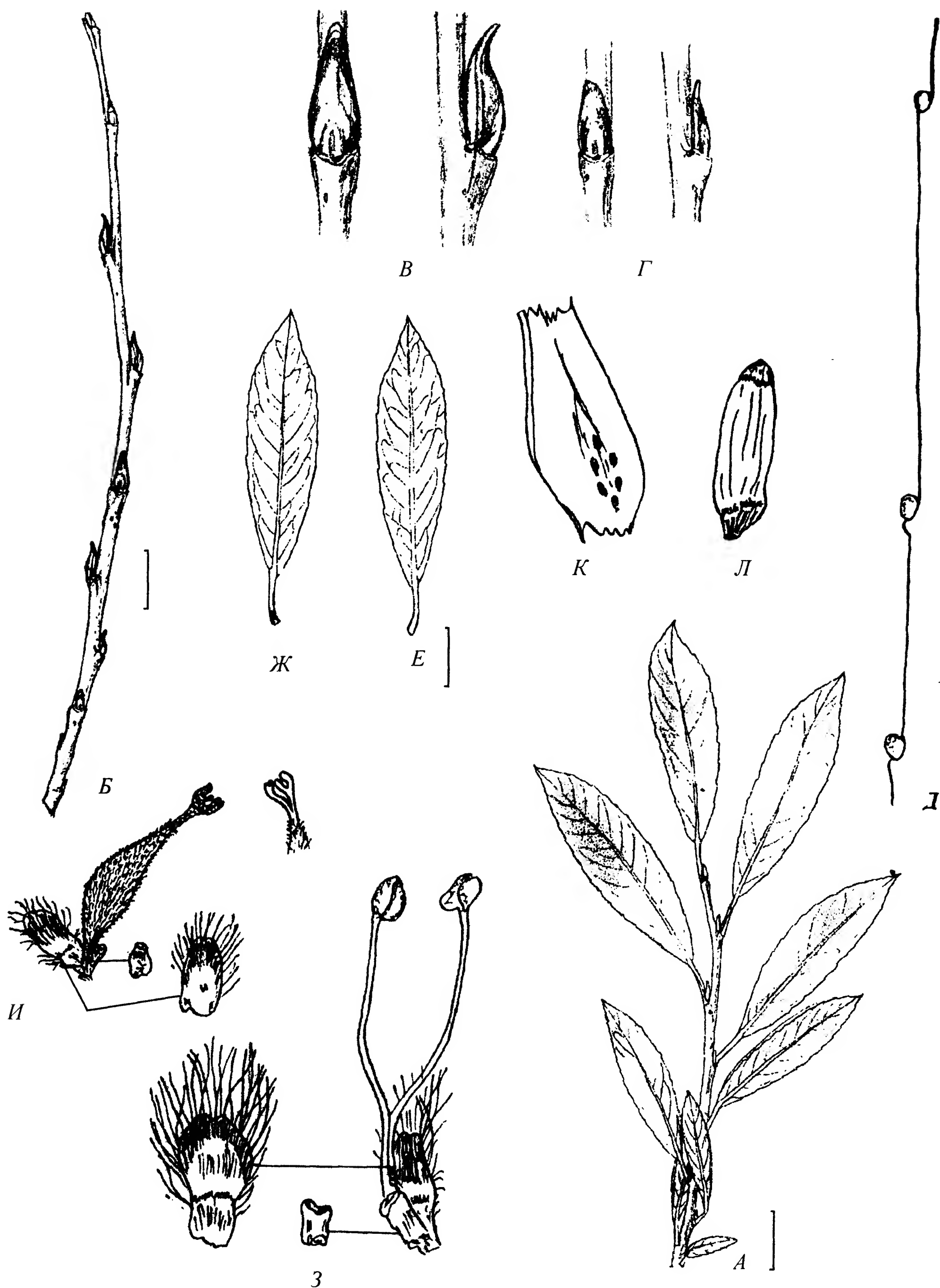


Рис. 5. Особенности морфологии вегетативных и генеративных органов *Salix phylicifolia*.

А — облиственный однолетний побег, *Б* — однолетний побег в безлистном состоянии, *В* — цветочная почка, *Г* — листовая почка. *Д* — край листовой пластинки, *Е* — лист с верхней стороны, *Ж* — лист с обратной стороны, *З* — мужской цветок и прицветная чешуя, *И* — женский цветок и прицветная чешуя, *К* — плодолистик со следами прикрепления семян, *Л* — семя. Масштабные линейки: *А, Б, Е, Ж* — 10 мм. Увеличение: *В, Г* — ×3; *Д* — ×60; *З—К* — ×10; *Л* — ×25.

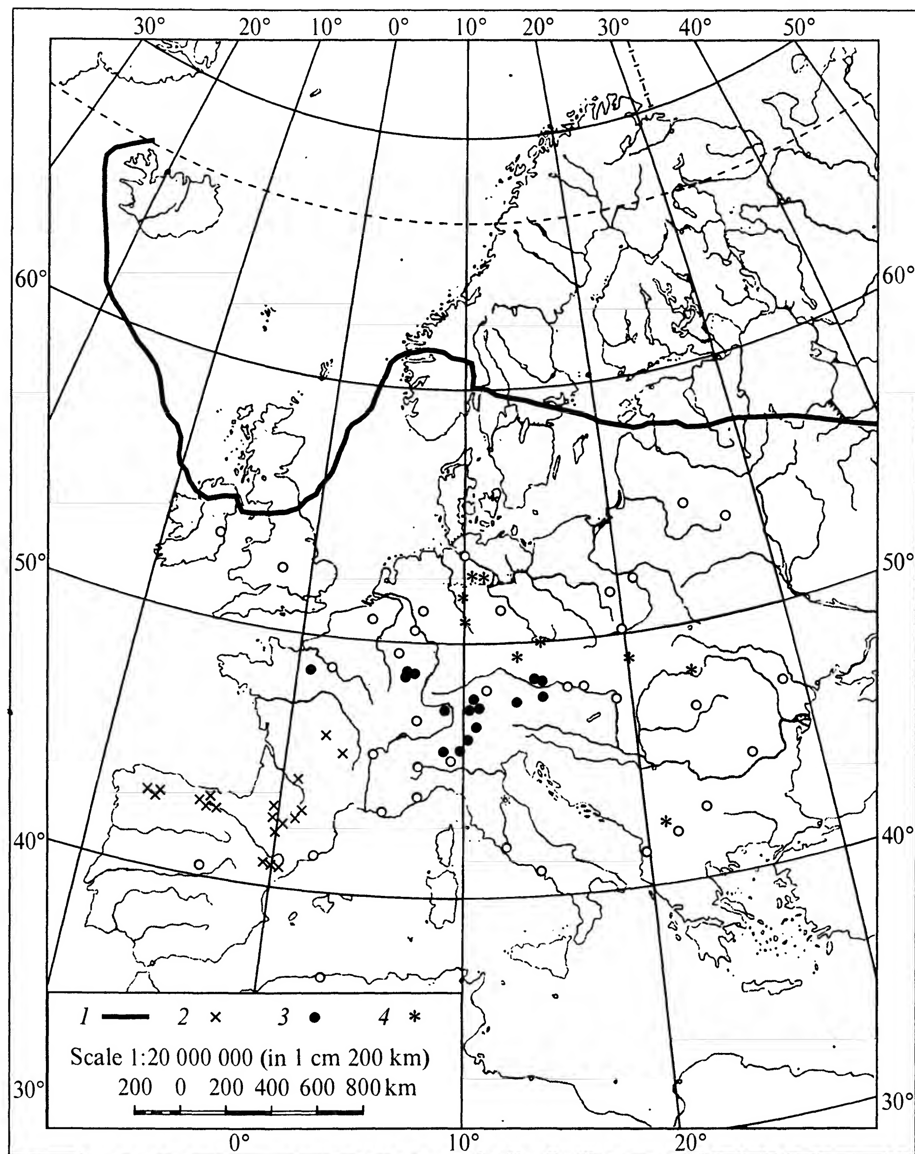


Рис. 6. Ареал *Salix bicolor*.

1 — граница сплошного распространения *S. phylicifolia*; *2* — ареал *S. bicolor* subsp. *basaltica*; *3* — места нахождения вида; *4* — места не подтвержденные современными находками.

По своей экологической приуроченности *S. hegetschweileri*, *S. basaltica* и *S. cantabrica*, объединенные нами в *S. bicolor*, очень близки и произрастают в субальпийском поясе вдоль горных ручьев и речек преимущественно на хорошо дренируемых субстратах, большей частью в местах залегания основных горных пород, редко заходя в горные леса, тогда как *S. phylicifolia* поселяется в основном на заболоченных низинах и кислых субстратах.

Данные RAPD-анализа дополняют результаты сравнительно-морфологического и экологического анализа и демонстрируют (рис. 8) генетическую обособлен-

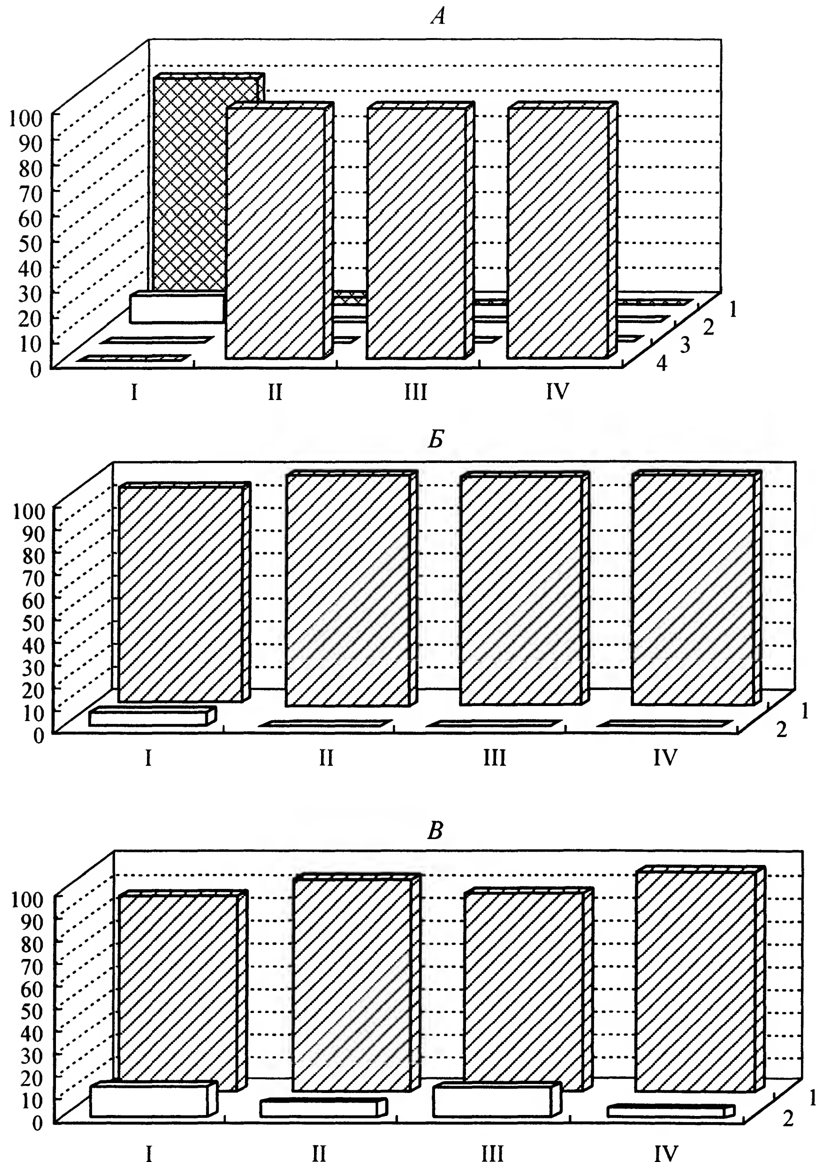
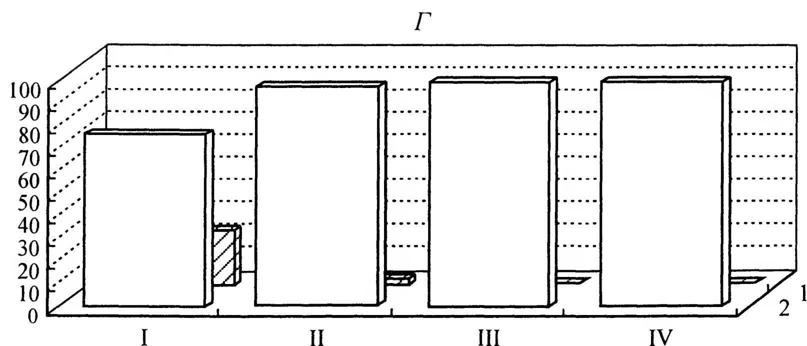
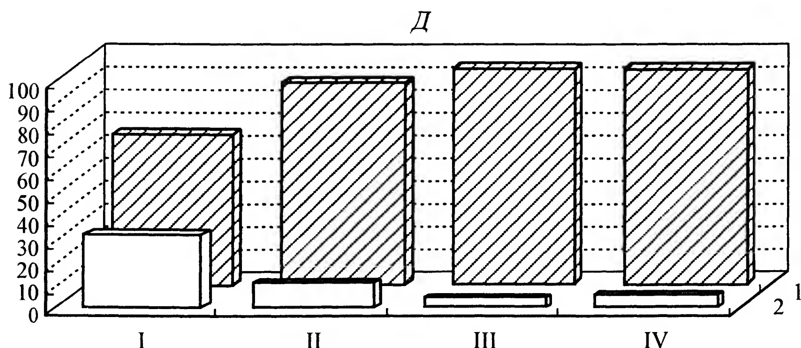


Рис. 7. Изменчивость морфологических признаков *Salix bicolor* в разных популяциях с севера на юг.

Ось абсцисс — популяции; ось ординат — частота встречаемости признака, %; ось OZ — признаки. *А* — опушение листьев: 1 — голые; 2 — опушенные только вдоль главной жилки; 3 — опушенные только с обратной стороны; 4 — опушенные с обеих сторон. *Б* — прилистники: 1 — есть; 2 — нет. *В* — верхушка листа: 1 — скрученная, замятая; 2 — плоская. *Г* — верхушка почки: 1 — уплощенная и оттянутая в носик; 2 — округлая, тупая. *Д* — цвет прицветной чешуи: 1 — светлая; 2 — двуцветная с бурой верхушкой. *Е* — наличие абаксиального нектарника: 1 — есть; 2 — нет. I — Альпы; II — Центральный Французский массив; III — Пиренеи; IV — Кантабрийские горы.

ность *S. bicolor* от *S. phylicifolia*. Образцы *S. bicolor* разного географического происхождения образуют на схеме единую группу, входящую в подсекцию *Arbusculae* и расположенную рядом с типичным представителем этой группы *S. arbuscula* из Хибин. Таким образом, европейская *S. bicolor* не является видом, параллельным евроазиатской *S. phylicifolia*, о чем мы сообщали ранее (Belyaeva et al., 2001).





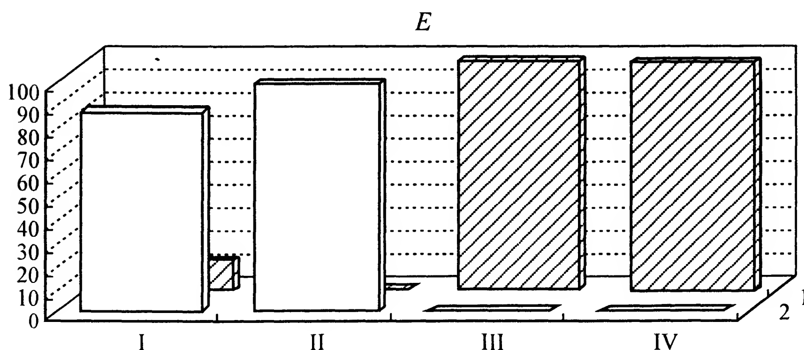


Рис. 7 (*продолжение*).

Лишь один образец, поступивший в коллекцию под названием *S. bicolor*, расположен на схеме в непосредственной близости от *S. phylicifolia*. Этот образец был включен нами в анализ не случайно. Во-первых, он фигурировал в исследовании M. Zander (1996), который методом изоэнзимного анализа идентифицировал и дифференцировал клоны *S. bicolor*, выращиваемые в питомниках и арборетумах Европы. Во-вторых, черенки названного образца были собраны в Brocken (locus classicus *S. bicolor*). Результаты RAPD-анализа показали, что указанный образец, обозначенный на дендрограмме № 1, генетически изолирован от других образцов *S. bicolor*. К аналогичному результату пришел в своей работе и Zander (1996). Полученные нами факты убеждают в том, что образец № 1 не относится к *S. bicolor*. Косвенно это подтверждается тем, что образец № 1 взят с женского растения, тогда как Ehrhart были собраны в Гарце только мужские экземпляры, т. е. велика ве-

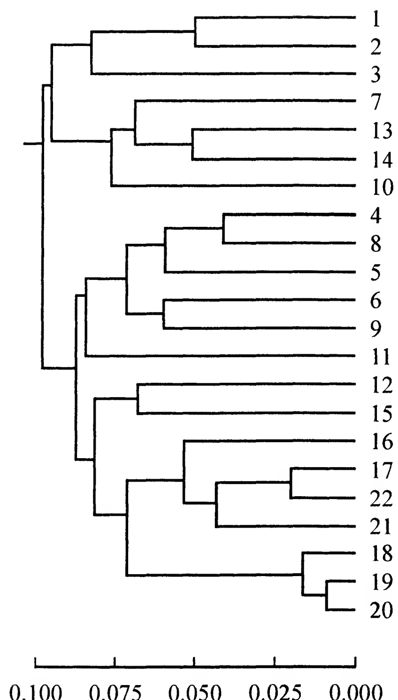


Рис. 8. Дендрограмма, показывающая соотношение между образцами, исследованными RAPD-анализом.

Цифрами по оси ординат обозначены образцы, названия которых даны в таблице.

роятность того, что в ходе длительной ротации живого материала в ботанических учреждениях (Zander, 1996) произошла все же путаница, и выращиваемый как *S. bicolor* образец, вероятно, является *S. phylicifolia*, поступившей из коллекций какого-то ботанического сада. По своим морфологическим признакам образец № 1 также отнесен нами к *S. phylicifolia*.

В упомянутой работе Zander (1996) приводятся также данные, касающиеся сравнительного исследования образцов из Андерматт (Швейцарские Альпы) и Вогез. Отсутствие отличий между этими образцами также косвенно подтверждает наши данные относительно генетического сходства растений *S. bicolor* разного географического происхождения.

Исследования по подсчету хромосом (Neuman, Polatscher, 1972) показали одинаковый тетраплоидный набор (76 хромосом) для 3 таксонов: *S. bicolor*, *S. hegetschweileri* и *S. cantabrica*. В то же время для *S. phylicifolia* указываются 38, 88, 114 хромосом (Хромосомные..., 1969).

Таким образом, наши экспериментальные данные, а также информация, полученная из литературных источников, позволяет на основании морфологического, экологического и генетического критериев подтвердить видовую самостоятельность *S. bicolor*. Вид представлен 2 подвидами — *S. bicolor* subsp. *bicolor* (Альпы, Вогезы, Судеты, Татры, Карпаты, Балканы) и *S. bicolor* subsp. *basaltica* (Coste) Beljaeva comb. nov. (Французский Центральный массив, Пиренеи, Кантабрийские горы), распространение которых показано на рис. 6. *S. bicolor* subsp. *basaltica* отличается от типового подвида наличием на листьях более густого шелковистого опушения и более короткими столбиками.

Salix bicolor Ehrh. ex Willd., 1796, Berlin, Baumz.: 339; Flod., 1939, Ark. Bot. 29A, 18 : 6; Rech. f., 1957, in Hegi, III. Fl. Mitteleur. 3, 1 : 84, id., 1981, l. c. 3, 1 : 84; id. 1964, in Fl. Europ. 1 : 48; Neumann, 1981, Mitteil. Forst. Bund. Vers. Wien 134 : 131; Chmelař u. Meusel, 1986, Weid. Europ.: 67; Hörandl, 1992, Gatt. *Salix* Österr.: 22; D. u. E. Lautenschlager-Fleury, 1994, Weid. Mittel. u. Nordeur.: 70. — *S. hegetschweileri* Heer, 1840, in Hegetschweiler, Fl. Schweiz.: 963; Flod., 1939, l. c. 29A, 18 : 15; Neumann, 1981, l. c.: 129; Paiero a. Schoepf, 1981, Webbia 35, 1 : 24; Rech. f., 1981, l. c.: 85; Chmelař u. Meusel, 1986, l. c.: 74; Hörandl, 1992, l. c.: 21; D. u. E. Lautenschlager-Fleury, 1994, l. c.: 94. — *S. rhaetica* Kern. ex Anderss., 1867, Monogr. *Salix*.: 136; Chmelař u. Meusel, 1986, l. c.: 74. — *S. bifax* Wołoszczak, 1888, Österr, Bot. Zeitschr. 38 : 235. — *S. bicolor* subsp. *rhaetica* (Kern. ex Anderss.) Flod., 1939, l. c.: 10. — *S. phylicifolia* subsp. *rhaetica* (Kern. ex Anderss.) A. Skvorts., 1968, Ивы СССР: 180 cum aust. Basion. Flod.; id., 1999, Willows Russ. a. adjac. countr.: 190; — *S. hegetschweileri* subsp. *vogesica* Lautenschlager, 1982, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 52 : 245.

Описан из Германии («Habitat in Hercynia»). Типовой материал, возможно, утрачен. Neotypus (Beljaeva, hoc loco): Германия, «Brocken: C. Baedeker, Juni 1895 N 212/1795» (HBG!).

Salix bicolor subsp. basaltica (Coste) Beljaeva comb. nov. — *S. basaltica* Coste, 1896, Bull. Soc. Bot. Fr. 43 : 509; Skvortsov, 1968, l. c.: 180; id., 1999, l. c.: 182; — *S. altobrascensis* Coste, 1896, l. c.: 511. — *S. cantabrica* Rech. f., 1962, Österr. Bot. Zeitschr. 109 : 374; Neumann, 1981, l. c.: 124; Chmelař u. Meusel, 1986, l. c.: 69. — *S. phylicifolia* auct. non. L.: Buser, 1940, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 50: 707, p. p., quoad pl. gall. centr., pyren.; Neumann, 1981, l. c.: 130 p. p., quoad pl. sudet., harz.; Chmelař u. Meusel, 1986, l. c.: 80, p. p., quoad pl. tatr. et carpat.; D. u. E. Lautenschlager-Fleury, 1994, l. c.: 110, p. p., quoad pl. alp.

Описан из Франции («Tourbières de l'Aubrac, entre 1200 et 1400 mètres: lisière supérieure du bois de Rigambal; montagne des Truques; sommet du boid de Laguiole»).

Lectotypus (Beljaeva, hoc loco): «Aubrac, sommet des Truques. 1400, 25 juni 1896 — H. Coste» (MPU).

Заключение

Литературные данные, изучение изменчивости и распространения *S. phylicifolia*, *S. bicolor*, *S. hegetschweileri*, *S. basaltica* и *S. cantabrica* по гербарным материалам и в природе и молекулярно-генетический анализ показали, что *S. phylicifolia* отсутствует в горах Западной Европы. Все образцы, определенные ранее из этого региона как *S. phylicifolia* и *S. phylicifolia* subsp. *rhaetica*, являются *S. bicolor*.

S. hegetschweileri и *S. cantabrica* сведены в синонимы *S. bicolor*. Сделана новая комбинация *S. bicolor* subsp. *basaltica* (Coste) Beljaeva.

S. bicolor обладает более сложной внутривидовой структурой, чем *S. phylicifolia*, что выражается в существовании 2 подвидов *S. bicolor* subsp. *bicolor* и *S. bicolor* subsp. *basaltica*.

Наши исследования показали принадлежность *S. bicolor* к подсекции *Arbusculae*.

Благодарности

Авторы выражают свою глубокую благодарность кураторам перечисленных в статье гербариев, приславших гербарные образцы; куратору Гербария MPU P. A. Schäffer за подробную информацию об оригинальных образцах *S. basaltica*, собранных H. Coste в «locus classicus», кураторам коллекций ив S. Jessen, S. Geissler, J. Batke за предоставленный живой материал; А. А. Дьяченко за оформление рисунков; профессору T. Stützel (Ruhr-Universität Bochum), профессору W. Hempel (TU Dresden), A. J. Höggemeier и H. Milke за помощь в организации работы и экспедиций; И. М. Беляеву, доктору биологических наук В. В. Вершинину (Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург), профессору А. П. Дьяченко (Свердловский государственный педагогический университет, Екатеринбург) и профессору А. К. Скворцову (Главный ботанический сад РАН, Москва) за ценные советы и замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вейр Б. Анализ генетических данных. М., 1995. 400 с.

Караваев М. Н., *Барсукова А. В.* Ботанические коллекции Фридриха Эрхарта в Московском университете // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 3. С. 137—139.

Скворцов А. К. Ивы секции *Phylicifoliae* Dumort. Во Флоре СССР // Бюл. МОИП. 1961. Т. 66. № 4. С. 26—33.

Скворцов А. К. Ивы СССР. М., 1968. 264 с.

Хромосомные числа цветковых растений. *Salicaceae* Mirb. / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. С. 657—659.

Шляков Р. Н. Salix L. Флора Мурманской области. М.; Л., 1956. Т. 3. С. 25—120.
Andersson N. J. Monographia *Salicum* hucusque cognitarum // Kongl. Sv. Vetenkapsakad. Bd 6. N 1. 1867. 180 S.
Argus G. W. Infageneric classification of *Salix* (*Salicaceae*) in the New World / USA // Syst. Bot. Monog. 1997. Vol. 52. 121 p.
Barker J. N., *Matthes M.*, *Arnold G. M.* et al. Characterisation of genetic diversity in potential biomass willows (*Salix* spp.) by RAPD and AFLP analyses // Genome. 1999. Vol. 42. N 2. P. 173—183.
Belyaeva I. V., *Kirchner B.*, *Hoeggemeier A. J.*, *Milke H. Salix bicolor* Ehrh. ex Willd.: taxonomy and chorology // 15th Intern. Symp. «Biodiversität und Evolutionsbiologie», Bochum, 23—28 Sept. 2001. S. 112.
Büchler W. Neue chromosomenzählungen in der Gattung *Salix* // Bot. Helv. 1985. Bd 95. N 2. S. 165—175.
Büchler W. Salix hegetschweileri Heer und *Salix apennina* Skvortsov im Tessin // Bot. Helv. 1988. Bd 98. N 1. S. 7—14.
Buser R. Die Brügger'schen Weidenbastarde // Gremli A. Neue Beiträge zur Flora der Schweiz. Aarau. 1887. H. 4. S. 49—92.
Buser R. Kritische Beirage zur Kenntnis der schweizerischen Weiden // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1940. Bd 50. S. 567—788.
Chmelař J., *Meusel W.* Die Weiden Europas. Wittenberg Lutherstadt, 1986. 143 S.
Coste H. Salix basaltica // Bull. Soc. Bot. Fr. 1896. T. 43. P. 509.
Felsenstein J. PHYLIP — phylogeny inference package (Version 3.2) // Cladistics. 1989. Vol. 5. P. 164—166.
Floderus B. Two Linnaean species of *Salix* and their allies // Ark. Bot. 1940. Bd 29A. N 18. P. 1—56.
Hardig T. M., *Brunsfeld S. J.*, *Fritz R. S.* et al. Morphological and molecular evidence for hybridization and introgression in a willow (*Salix*) hybrid zone // Molec. Ecol. 2000. Vol. 9. N 1. P. 9—24.
Hegetschweiler J. Salix hegetschweileri Heer. Flora der Schweiz. Zürich, 1840. S. 963—964.
Hörandl E. Die gattung *Salix* in Österreich. Wien, 1992. 170 S.
Lautenschlager E. Zur systematischer Eingliederung von *Salix bicolor* Willd. in den Vogesen // Verh. Naturf. Ges. Basel. 1981. Bd 92. S. 73—78.
Lautenschlager-Fleury D., *Lautenschlager-Fleury E.* Zur Abklärung der *Salix hegetschweileri* Heer // Bauchinia. 1991. Bd 9. N 4. S. 265—271.
Lautenschlager E. Salix hegetschweileri Heer subsp. *vogesiaca*. Salicée nouvelle de France // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1982. Vol. 52. P. 245—246.
Lautenschlager-Fleury D., *Lautenschlager-Fleury E. Salix phylicifolia* Linné, ein Neufund in der Schwizer Alpen // Bauhinia. 1989. Bd 9. S. 171—173.
Lautenschlager-Fleury D., *Lautenschlager-Fleury E.* Die Weiden von Mittel — und Nordeuropa. Basel. Boston, Berlin, 1994. 171 S.
Lin D., *Hubbes M.*, *Zsuffa L.* Differentiation of poplar and willow clones using RAPD fingerprints // Tree physiology. 1994. Vol. 14. P. 1097—1105.
Nei M., *Li W.-H.* Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Nat. Acad. Sci., USA. 1979. Vol. 76. P. 5269—5273.
Neumann A. Die Mitteleuropäischen *Salix*-Arten // Mittelungen der forstlichen Bundes-Versuchanstalt. Wien, 1981. N 134. S. 1—154.
Neumann A., *Polatschek A.* Cytotaxonomischer Beitrag zur Gattung *Salix* // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1972. Bd 76. S. 619—633.
Paiero P., *Schoepf M.* Corologia del genere *Salix* L. in Alto Adige // Webbia. 1981. Vol. 35. N 1. P. 1—62.
Rechinger K. H. Salix L. // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1957. Bd 3. Teil 1. S. 44—135.
Rechinger K. H. Salix cantabrica, eine neue Weiden-Art aus Nord-Spanien // Österr. Bot. Zeitchr. 1962. Bd 109. S. 373—376.
Rechinger K. H. Salix L. Flora Europaea // Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 43—54.
Rechinger K. H. Salix L. / Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin-Hamburg, 1981. Bd 3. Teil 1. S. 44—135.
Rechinger K. H. Boreal-montane Salices am Südwestende ihrer Areale im Bereich der Flora Iderica // An. J. Bot. 1987. Vol. 44. P. 594—599.
Rechinger K. H. Salix taxonomy in Europe — problems, interpretations, observations // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1992. Vol. 98. P. 1—12.
Skvortsov A. K. Willows of Russia and adjacent countries // Biology. Joensuu, Finland, 1999. N 39. 305 p.

Willdenow C. L. Berlinische Baumzucht. Berlin, 1796. 452 S.
Wołoszczak E. Salix bifax und *S. mariana* // Österr. Bot. Zeitschr. 1888. Bd 38. S. 225—227.
Zander M. Zun genetischen Identifizierung der Brocken-*Salix bicolor* Ehrh. ex Willd. // Mittelungen zur floristischen Kartierung in Sachsen-Anhalt. 1996. Bd 1. S. 31—37.

SUMMARY

The taxonomic rank of *Salix bicolor*, its infraspecific structure and position in the section *Arbuscella* are discussed. *S. hegetschweileri* and *S. cantabrica* are brought into *S. bicolor* synonyms. The new combination *S. bicolor* subsp. *basaltica* (Coste) I. Beljaeva was made.

УДК 582.542.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© Т. В. Егорова

ЗАМЕТКИ О СЕМЕЙСТВЕ *CYPERACEAE* СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ (В СВЯЗИ С ВЫХОДОМ В СВЕТ 23-го ТОМА ИЗДАНИЯ «FLORA OF NORTH AMERICA NORTH OF MEXICO»)

T. V. EGOROVA. NOTES ON THE FAMILY *CYPERACEAE* OF NORTH AMERICA (IN CONNECTION OF PUBLICATION OF VOLUME 23 OF «FLORA OF NORTH AMERICA NORTH OF MEXICO»)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 06.06.2003

Характеризуется общая структура издаваемой в настоящее время в США многотомной сводки «Flora of North America north of Mexico». Приводятся сведения о научно-организационном аппарате этого издания и авторском составе 23-го тома, включающего обработку сем. *Cyperaceae*. Сообщаются основные данные о таксономическом составе сем. *Cyperaceae* на территории Северной Америки, содержащиеся в этом томе. Отмечаются особенности обработки семейства в целом и отдельных его таксонов. Обсуждаются некоторые вопросы, касающиеся их систематики, номенклатуры и географического распространения.
Ключевые слова: Северная Америка, флора, *Cyperaceae*, таксономия, номенклатура, географическое распространение.

В 2002 г. вышел в свет давно ожидаемый ботаниками, в особенности специалистами-циперологами, 23-й том фундаментального многотомного труда «Flora of North America north of Mexico», целиком посвященный широко представленному в Северной Америке обширному сем. *Cyperaceae* (осоковые). Выходу этого тома предшествовала публикация 5 томов, содержание которых в связи с редкостью этого издания в библиотеках России считаем полезным привести: (vol. 1, 1993 — Introduction; vol. 2, 1993 — Pteridophytes and Gymnosperms; vol. 3, 1997 — *Magnoliophyta*: *Magnoliidae* and *Hamamelidae*; vol. 22, 2000 — *Magnoliophyta*: *Alismatidae*, *Arecidae*, *Commelinidae* (in part), and *Zingiberidae*; vol. 26, 2002 — *Magnoliophyta*: *Liliidae*: *Liliales* and *Orchidales*).

Прежде чем непосредственно перейти к рассмотрению обработки *Cyperaceae*, остановимся на некоторых общих вопросах организации издания «Flora of North America north of Mexico» и форме изложения в нем материала, поскольку в нашей литературе эта крупнейшая флористическая сводка специально не рецензировалась, но оценка ее наиболее важных сторон была дана Р. В. Камелиным (1997) в связи с обсуждением проекта «Флора России».

«Flora of North America north of Mexico» (в дальнейшем FNA) охватывает территорию Северной Америки, расположенную к северу от Мексики, т. е. всю Гренландию, Канаду и США (без Гавайев и Пуэрто-Рико). FNA планируется в 30 томах. Первый (вводный) том содержит богатую информацию по флоре Северной Америки и состоит из серии статей, написанных разными авторами. Он включает сведения об истории разработки проекта FNA, данные о природных условиях рассматриваемой территории, ее современной растительности и палеоботанической истории, флористическом районировании (по A. Takhtajan, 1986), сведения об истории изучения флоры Северной Америки; в томе изложена также принятая в FNA концепция рода и вида, дан обзор современных систем покрытосеменных (R. Thorne, А. Тахтаджян, A. Cronquist, R. Dahlgren), приведена система A. Cronquist (1981) с перечислением названий классов, подклассов, порядков и семейств и их синонимов. Второй том составляют обработки папоротникообразных и голосеменных, тома 3—26 предназначены для семейств покрытосеменных растений, располагаемых по системе A. Cronquist, тома 27—29 — для мохообразных; заключительный — 30-й том, будет включать сводную библиографию и Указатель ко всем томам.

Работа по созданию FNA координируется Организационным центром, который находится в США, в Миссурийском ботаническом саду (г. Сент-Луис) и пользуется большой и разносторонней поддержкой директора сада Peter Raven и его коллег.

FNA имеет обширный научно-организационный аппарат. Это прежде всего Редакционный комитет (Flora of North America Editorial Committee), от имени которого издается «Флора». В него входит 30 членов по сосудистым растениям и 12 — по мохообразным. Все представители комитета — ботаники США и Канады, работающие в различных университетах, ботанических садах, арборетумах и других учреждениях. Многие его члены являются таксономическими редакторами (Taxon Editors). В подготовке каждого тома FNA участвует один из них или более. Поскольку редакторов подобного профиля нет, как известно, в составе редколлегий наших «Флор», я попросила D. Murray, известного циперолога, таксономического редактора 23-го тома, содержащего обработку *Cyperaceae*, пояснить мне, в чем заключается роль таких редакторов. D. Murray ответил мне в письме, что в его обязанности как таксономического редактора входило формирование коллектива авторов тома, обсуждение с ними порядка расположения родов и внутриродовых подразделений, организация просмотра рукописей таксономическими и географическими рецензентами. Дальнейшая работа по решению многочисленных вопросов по таксономии групп проходила при участии соредакторов тома — T. Reznicek и P. Ball. Готовые рукописи поступали в Организационный центр FNA, где J. Zarucchi, в качестве главного редактора (Lead Editor) и редактора по менеджменту (Managing Editor), проводил работу с научными редакторами, техническим персоналом, художниками и, наконец, с издателем тома.

В Редакционный комитет FNA, помимо таксономических редакторов, входят региональные координаторы по крупным регионам США и Канады. Нередко эти две обязанности совмещает одно и то же лицо, например N. Morin, которой принадлежит большая роль в подготовке первых томов FNA, и D. Murray. Редакционный комитет FNA включает также номенклатурного редактора — K. Gandhi, номенклатурного советника — J. McNeill и редактора-библиографа — R. Kiger.

Постоянную административную поддержку созданию «Флоры» оказывает Ассоциация FNA, представленная 34 учреждениями США и Канады. Эти учреждения (Founding member Institutions) приняли в свое время совместное решение об издании FNA и гарантируют своим сотрудникам, являющимся членами Редакционного

комитета FNA, право совмещать их основную работу по контракту с деятельностью в этом комитете.

Важную роль в научно-организационном обеспечении FNA играют таксономические и региональные (географические) рецензенты. В подготовке, например 22-го тома, содержащего 30 семейств, было занято 21 таксономический рецензент (Taxonomic Reviewers) и 59 региональных (Regional Reviewers), в 23-м томе (одно большое сем. *Cyperaceae*) — 5 и 71 соответственно. Региональные рецензенты разделены на 12 групп, каждая из которых корректирует данные о географическом распространении таксонов в каком-либо одном из 12 крупных территориальных выделов Северной Америки (например, на Аляске, в Гренландии, Западной Канаде, Скалистых горах, юго-западных штатах США) и проверяют правильность составления карт ареалов.

FNA имеет большой штат сотрудников (Project Staff), в который входят технические редакторы, помощники научных редакторов, редакторы карт, художники, наборщики, программист, аналитик, секретарь, клерк, координаторы работ по изданию томов FNA и распространению продукции.

Финансирование FNA осуществляется несколькими государственными и частными фондами США, в том числе Фондом Национальной науки.

Все члены научно-организационного аппарата FNA, авторы и спонсоры перечисляются на первых страницах каждого тома.

Научно-организационная структура FNA производит большое впечатление своим размахом, многосторонностью и продуманностью.

Каждый том FNA содержит написанное N. Morin «Введение» (Introduction), в котором изложены основные концепции издания и принципы составления таксономических обработок. Особый интерес представляют критерии включения разных категорий видов в обрабатываемые роды. Последние должны включать существующие и недавно исчезнувшие аборигенные виды, хорошо установившиеся (стабилизировавшиеся) или часто встречающиеся гибриды, а также натурализовавшиеся интродуценты, которыми могут быть как случайно занесенные виды, так и культивируемые, но часто встречающиеся вне культуры растения. Адвентивные виды, известные только по старым единичным находкам, и некоторые широко культивируемые или экономически важные растения могут быть упомянуты в примечаниях.

Таксоны в FNA приводятся в систематическом порядке и только в редких случаях по алфавиту. Ключи для определения построены по традиционной для зарубежной ботанической литературы форме, при которой теза и антитеза имеют один и тот же номер и разные номера расположены на разных вертикальных уровнях.

В FNA принята политипическая концепция вида, в соответствии с которой виды могут быть разделены на подвиды и разновидности. Все приводимые таксоны снабжены морфологическими описаниями. Для латинских названий родов указывается этимология. Принятые названия таксонов в ранге ниже семейства и их базионимы сопровождаются ссылкой на источник первоописания. Из синонимов указываются только основные, они перечисляются в алфавитном порядке, без библиографических ссылок, что неудобно для пользователей. При семействах, родах, нередко при внутриродовых подразделениях, а иногда и при видах имеется раздел «Selected reference(s)», в котором приводятся наиболее важные публикации.

Необычно решен вопрос о написании при названиях таксонов фамилий авторов: они всегда приводятся полностью, без сокращений (включая и К. Линнея), а к одинаковым фамилиям добавляются инициалы, взятые из широко известной книги R. K. Brummitt и C. E. Powell (1992) «Authors of plant names».

Краткой, но довольно емкой, является экологическая характеристика видов и внутривидовых таксонов, с указанием высоты над уровнем моря. Географическое распространение приводится по провинциям и административным территориям Канады и штатам США, сокращенные названия которых перечисляются в алфавитном порядке; для Гренландии районирования не дано. На форзацах каждого тома FNA помещена схематическая политическая карта рассматриваемой территории и дана расшифровка аббревиатур упомянутых выше административных единиц.

Принятая форма указания географического распространения использована в некоторых крупных североамериканских «Флорах» и является, на мой взгляд, довольно удобной, так как дает ясное представление о наличии или отсутствии растения в конкретном административном регионе. Если приводимый вид встречается во флоре как заносное растение, то перед данными об его географии указывается: «introduced».

Распространение видов за пределами «Флоры» характеризуется кратко: указываются континенты или их крупные регионы. В такой же форме приводятся сведения о географическом распространении родов и внутриродовых подразделений.

Хромосомные числа указываются только по опубликованным данным, полученным в основном на американском материале. Для родов приводится основное число.

Удачным в FNA является способ передачи некоторой информации о видах. Так, соответствующими буквами в квадратиках, помещенных сразу после видового названия, отмечаются охраняемые, эндемичные, интродуцированные и сорные виды, а также наличие рисунков.

Очень полезная информация заключена в помещенной в начале каждого тома FNA таблице, в которой перечислены включенные в том семейства и роды с указанием общего количества родов и входящих в них видов, числа эндемичных и интродуцированных родов и видов, а также числа охраняемых видов. Таким образом, из таблицы, не производя самостоятельных подсчетов, можно получить полное представление о некоторых важных характеристиках надвидовых таксонов.

Каждый том FNA завершают Список литературы и Указатель, имеющие ряд специфических черт, повышающих информативность этих разделов. Например, в Списке литературы приведены полные названия книг, флористических сводок и периодических изданий, сокращенные названия которых даны в номенклатурных цитатах в основном тексте «Флоры». Кроме того, для непериодических изданий указываются общее число томов и года выхода первого и последнего томов. Указатель, помимо названий таксонов, включает фамилии авторов данного тома, а также авторов, процитированных в примечаниях к таксонам и приведенных в упомянутых выше разделах «Selected references». Таким образом, пользуясь Указателем, можно узнать не только о том, в какой связи указывается автор, но и о частоте его цитирования. Другая оригинальная особенность Указателя состоит в том, что принятое название вида сопровождается алфавитным перечнем названий (без указания, однако, их ранга), эпитеты которых принадлежат либо внутривидовым таксонам данного вида, либо видам, обсуждаемым в комментариях к нему.

Высоко оценивая научно-организационную систему FNA и конструкцию таксономических обработок и справочного аппарата, нельзя не выразить сожаления по поводу отсутствия в этом издании данных по типификации таксонов, в особенности по видам, описанным с территории Северной Америки, типовой материал по которым имеется во многих гербарных хранилищах США, Канады и Европы. По всей вероятности, он был изучен авторами критических обработок, что необходимо для принятия правильных таксономических решений, но сведения о типах и

местах их хранения, представляющие исключительную ценность, остались за пределами этой крупной флористической сводки нашего времени. В нее не включена также информация о locus classicus видов и внутривидовых таксонов. Стоит отметить в связи с этим, что данные о locus classicus или о типах имеются в ряде других многотомных изданий, таких, например, как «Флора СССР», «Флора европейской части СССР», (ныне — «Флора Восточной Европы»), «Флора Армении», «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», «Растения Центральной Азии», «Flora iranica», «Flora of Turkey» и др.

FNA издается на высоком полиграфическом уровне, в большом формате (он равен формату известной сводки «Flora Europaea»), с великолепным дизайном и большим количеством иллюстраций.

Рассмотрев разные аспекты FNA, перейдем к основной теме настоящей статьи — обзору обработки сем. *Cyperaceae*, составляющей весь 23-й том этого издания. По данным авторов FNA, *Cyperaceae* представлено на территории Северной Америки (к северу от Мексики) 27 родами и 843 видами (в целом в семействе около 100 родов и 5000 видов). Самый крупный по числу видов — род *Carex* (480 видов). Другими большими родами являются *Cyperus* (96 видов), *Rhynchospora* (68) и *Eleocharis* (67). Относительно много видов в родах *Scirpus* (18), *Schoenoplectus* (17), *Fimbristylis* (16), *Scleria* (14) и *Eriophorum* (11). От 8 до 3 видов содержат роды *Bulbostylis* (8 видов), *Fuirena* (7), *Lipocarpha* (6), *Trichophorum* (6), *Bolboschoenus* (5), *Kyllinga* (5), *Isolepis* (4), *Cladium* (3) и *Kobresia* (3). 9 родов содержат по 1 виду. К ним принадлежат 2 эндемичных для Северной Америки монотипных рода — *Cymophyllus* (он близок к *Carex* и иногда объединяется с ним) и *Dulichium*, 5 других монотипных родов — *Amphiscirpus*, *Blysmopsis* (род основан на *Blysmus rufus*), *Oxycarium*, *Remirea* и *Websteria*, а также не монотипные роды *Abildgaardia* и *Schoenus*.

Сем. *Cyperaceae* обнаруживает на рассматриваемой территории исключительно высокий видовой эндемизм. Эндемичные виды (471) составляют более половины от общего их числа (843). Наиболее богаты эндемиками роды *Carex* (333 вида), *Rhynchospora* (35), *Eleocharis* (29), *Scirpus* (15), *Schoenoplectus* (8), *Fuirena* (4) и *Trichophorum* (3). Эндемичные виды составляют в этих родах 43—83 %. Интересно отметить, что в роде *Cyperus*, занимающем по числу видов 2-е место после *Carex*, эндемиков только 23 % (22 вида), тогда как у *Carex* — 60 %.

Заносных родов из сем. *Cyperaceae* в Северной Америке нет, заносных натурализовавшихся видов — 51, в основном из родов *Carex* и *Cyperus* (по 19 видов).

50 видов *Cyperaceae* отнесены к категории охраняемых растений. Это очень редкие или находящиеся под угрозой исчезновения виды рода *Carex* (29 видов), *Cyperus* (3 вида, среди них — *C. grayoides*, цветная иллюстрация которого помещена на фронтисписе тома), *Eleocharis* (8), *Fimbristylis* (2), *Rhynchospora* (7) и *Scirpus* (1 — *S. flaccidifolius*).

Таковы статистические данные о структуре *Cyperaceae*, содержащиеся в приведенной в 23-м томе таблице.

Таксономическую обработку сем. *Cyperaceae* для 23-го тома FNA выполнил 31 автор. Многие из них — P. Ball, J. Bruhl, W. Crins, M. González-Elizondo, D. Murray, A. Reznicek, A. Schuyler, S. G. Smith, S. Standley, H. Toivonen, G. Tucker, M. Waterway и др. хорошо известны циперологам своими работами по систематике таксонов семейства.

Некоторые роды обрабатывали 2 автора или более (род *Carex* — 17 авторов). Почти все участники обработки — ботаники США и Канады, и только 3 — Австралии (J. Bruhl), Мексики (M. González-Elizondo) и Финляндии (H. Toivonen, в настоящее время он работает в Канаде).

Редактирование 23-тома осуществляли P. Ball и A. Reznicek (соредакторы по систематике *Cyperaceae*), K. Gandhi (номенклатурный редактор), R. Kiger (библиографический редактор), D. Murray (таксономический редактор), J. Strother (рецензент) и J. Zarucchi (редактор-руководитель — Lead Editor и редактор по менеджменту).

Характеристика сем. *Cyperaceae* и ключ для определения родов составлены одними из основных авторов тома и одновременно его редакторами P. Ball, A. Reznicek и D. Murray. Справедливо отметив отсутствие консенсуса между циперологами в отношении объема (соответственно, и числа) родов и представлений об их родственных связях, названные авторы указали, что в обработке *Cyperaceae* для FNA они расположили роды (за небольшим исключением) по системе P. Goetghebeur (1998).

Решение авторов FNA последовать системе Goetghebeur мне представляется правильным. По моему мнению, она более естественна, чем система J. Bruhl (1995 : 186, 197). Система Bruhl, включающая 12 триб, характеризуется большой оригинальностью их расположения. Триба *Cariceae* (роды *Kobresia*, *Carex* и др.), завершающая все другие системы *Cyperaceae*, в системе Bruhl занимает 9-е место, а за ней следуют трибы *Sclerieae*, *Bisboeckelereae* и *Hypolytreae*.

Система Goetghebeur во многом сходна с таковой, приведенной мной в издании «Жизнь растений» (Егорова, 1982). Сем. *Cyperaceae* разделено Goetghebeur на 4 подсемейства и 14 триб. Но в обработке *Cyperaceae* в FNA эти таксоны не представлены, возможно, потому, что вопросы классификации семейства крайне сложны, и авторы не смогли критически оценить систему Goetghebeur, хотя они и предпочли ее системе J. Bruhl (1995).

В обработке *Cyperaceae* в FNA все таксоны снабжены морфологическими, довольно детальными описаниями, составленными по единому плану; характеризуемые органы выделены жирным шрифтом, что существенно облегчает поиск нужной информации; признаки перечисляются в строго определенном порядке. Описания близких таксонов полностью сравнимы. Заслуживает одобрения наличие в обработке *Cyperaceae* (как и в предыдущих томах FNA) описаний видов, чего, к сожалению, нет в некоторых наших «Флорах», например, в завершающемся в настоящее время издании «Флора Восточной Европы» (прежнее название: «Флора европейской части СССР»). Приведенные в нем так называемые «расширенные» ключи не заменяют описаний, так как далеко не все основные признаки растения попадают в ключ, а для нахождения нужного признака приходится просматривать весь ключ. Кроме того, расширенные ключи тяжелы для определения и значительно замедляют процесс идентификации.

Для родов и их подразделений указаны общее число видов и их число на территории «Флоры»; кратко охарактеризован общий ареал надвидовых таксонов. Географическое распространение видов и внутривидовых таксонов дается, как уже было отмечено выше, по провинциям Канады и штатам США; для Гренландии не принято какого-либо районирования. На картах с точечным изображением ареала наличие таксона на какой-либо административной территории отмечено только одной точкой. Однако в будущем, как сообщил мне D. Murray в письме (по электронной почте), предполагается издать специальный том с детальными картами ареалов.

Обработки большого числа таксонов *Cyperaceae* являются критическими, о чем свидетельствуют многочисленные, представляющие большую ценность комментарии, где рассматриваются дискуссионные вопросы их систематики, приводятся отличия от близких таксонов, отмечаются особенности морфологии и географического распространения, обосновывается непризнание самостоятельности синонимизируемых таксонов; при обсуждении ряда проблем использованы данные молеку-

лярной систематики. В ряде случаев с выводами авторов нельзя согласиться, о чем будет сказано ниже по ходу статьи.

Основное внимание в настоящем обзоре обработки *Cyperaceae* в FNA уделяется некоторым вопросам систематики родов, свойственных и флоре России, и потому представляющих наибольший интерес для наших ботаников. Роды рассматриваются здесь в порядке их расположения в FNA.

Род *Scirpus* L. (A. Whittemore, A. Schuyler; 18 видов, 15 эндемичных)[1] принят в FNA в узком объеме, без включения в этот род часто относимых к нему представителей рода *Schoenoplectus*. Последний признается в настоящее время многими авторами. Оба рода имеют разные эмбриологические типы и ряд других отличительных признаков. Виды *Scirpus* основательно проанализированы, сопровождаются обширными комментариями, но не распределены по таксономическим группам, вследствие чего нельзя получить представление о родственных связях в пределах довольно большого в Северной Америке рода и сопоставить американские виды с евразиатскими, и, в особенности, с восточноазиатскими. Интересно отметить, что из 3 неэндемичных для территории, охватываемой FNA, видов *Scirpus* один вид — *S. microcarpus* J. et C. Presl, встречается на Камчатке, а 2 других — *S. pendulus* Muhlenb. и *S. cyperinus* (L.) Kunth — в Мексике.

В обработке рода *Eriophorum* L. (P. Ball, D. Wujek; 11 видов, 4 эндемичных) так же, как и в предыдущей, внутриродовые подразделения не представлены, несмотря на существование детально разработанных систем, последняя из которых принадлежит М. С. Новоселовой (1994а, 1994б, 2001), изучавшей *Eriophorum* в полном объеме. Трактовка видов этого рода в FNA имеет некоторые отличия от принятой в наших работах. Так, *E. triste* (Th. Fries) Hadač et Á. Löve рассматривается в качестве подвида — *E. angustifolium* Honck. subsp. *triste* (Th. Fries) Hultén. Широко понят *E. scheuchzeri* Hoppe, в синонимы к которому отнесен *E. altaicum* Meinsh. Последний вид, однако, не идентичен *E. scheuchzeri* и принимается или как самостоятельный вид, в частности, M. Raymond и М. С. Новоселовой, или как подвид — *E. scheuchzeri* subsp. *altaicum* (Meinsh.) Bondareva. Не выражено отношения авторов обработки к описанному Новоселовой в 1994 г. из арктической Сибири подвиду *E. scheuchzeri* subsp. *arctica* Novosselova, который она указала и для арктических районов Америки. Не принято разделение *E. vaginatum* L. на 2 подвида — типовой и subsp. spissum (Fern.) Hultén. Авторство названия *E. callitrix* приписано Chamisso, тогда как автором, осуществившим действительное обнародование, является C. A. Meyer (в протологе вида нет указания, что Chamisso дал валидизирующее описание), поэтому авторство таксона должно приводиться как «Chamisso ex C. A. Meyer». Едва ли можно согласиться с включением в *Eriophorum* американского вида *E. crinigerum* (A. Gray) Beetle (= *Scirpus criniger* A. Gray). Правда, авторы обработки указывают, что родственные связи его неясны, но по наличию 6 (а не многочисленных, как у *Eriophorum*) щетинок околоцветника этот вид, возможно, наиболее сходен с дальневосточным *E. japonicum* Maxim. (= *Scirpus maximowiczii* C. B. Clarke). Заметим, что систематическое положение последнего вида определяется по-разному. Б. А. Юрцев отнес его к роду *Scirpus*, включив в монотипную секцию *Pseudoëriophorum* Jurtz., А. П. Хохряков выделил данный вид в род *Maximowicziella* Khokhr., а М. С. Новоселова пришла к выводу, что *E. japonicum*, так же как и *E. crinigerum*, не является членом рода *Eriophorum*, но не высказала мнения о родовой принадлежности этих двух видов.

---

[1] Здесь и далее в скобках указаны автор(ы) обработки рода и приведены данные об общем числе видов в FNA, в которое входит и число эндемичных видов.

Обработка рода *Trichophorum* Pers. (W. Crins; 6 видов, 3 эндемичных) существенно расширила наши знания о видовом составе и ареале этого небольшого рода. Эндемичные для территории «Флоры» виды *Trichophorum* числились прежде в роде *Scirpus*. В синонимах *Trichophorum* стоит родовое название *Eriophorella* Holub, основанное на виде *T. alpinum* (L.) Pers., который теперь является консервированным типом рода *Trichophorum*. Когда название *Eriophorella* стало синонимом *Trichophorum*, Н. Н. Цвелёв (1999), разделяющий мнение J. Holub о том, что *T. alpinum*, с одной стороны, и виды *T. cespitosum* (L.) C. Hartm., *T. pumilum* (Vahl) Schinz et Thell. и *T. uniflorum*, с другой, следует относить к разным родам, выделил 3 последних вида в род *Kreczetoviczia* Tzvel. W. Crins, по всей видимости, не знал об установлении этого рода и поэтому не выразил к нему своего отношения. М. С. Новоселова (2003) понизила род *Kreczetoviczia* до ранга секции рода *Trichophorum*, создав таким образом систему данного рода, состоящую из 2 секций — типовой и *Kreczetoviczia* (Tzvel.) Novosselova. Предстоит определить место в системе *Trichophorum* для эндемичных североамериканских видов. Следует заметить, что W. Crins процитировал «*T. cespitosum* (L.) Schur, 1853», тогда как правильной цитацией этой комбинации является «*T. cespitosum* (L.) C. Hartman, 1849».

Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla, привлекавший в последнее десятилетие внимание ряда исследователей (J. Browning et al.; S. G. Smith; Z. Hroudová; Т. В. Егорова и И. В. Татанов; И. В. Татанов; и др.), остается еще недостаточно изученным, как верно заметил S. G. Smith — автор обработки рода в FNA. Для территории «Флоры» он привел 5 видов, из которых *B. novae-angliae* (Britton) S. G. Smith является эндемичным, а *B. glaucus* (Lam.) S. G. Smith — заносным. Высказано мнение о том, что заносными, по-видимому, можно считать некоторые популяции обоих представленных в Северной Америке подвидов *B. maritimus* (L.) Palla — subsp. *maritimus* и subsp. *paludosus* (A. Nelson) T. Koyama. Представляется правильным решение Smith не относить к североамериканскому виду *B. fluviatilis* (Torr.) Soják в качестве его разновидности или подвида (как это делают некоторые авторы) описанный из Японии близкий вид *B. yagara* (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zahn. Однако такой трактовке *B. fluviatilis* противоречит включение Японии в ареал вида. Обсуждаются вопросы, касающиеся родовой самостоятельности *Bolboschoenus*, и в связи с этим рассматривается систематическое положение не встречающегося в Северной Америке *B. planiculmis* (F. Schmidt) Egor. В понимании этого вида Smith следует T. Koyama (1980) и E. Hayasaka и H. Ohashi (2002), но существуют и другие точки зрения в отношении трактовки *B. planiculmis* (Егорова, 1967, 1976; Егорова, Татанов, 2003). Следует отметить, что S. G. Smith своими работами внес большой вклад в изучение *Bolboschoenus*. Классификация рода остается еще не разработанной.

В обработке рода *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla (S. G. Smith; 17 видов, 8 эндемичных), который до сравнительно недавнего времени не признавался многими авторами в качестве самостоятельного и включался в род *Scirpus*, виды распределены между 4 секциями, впервые выявленными S. G. Smith и E. Hayasaka (2001). Только 10 восточноазиатских и африканских видов из примерно 77 известных в роде *Schoenoplectus* не были причислены названными авторами, как они сами отметили, к этим секциям. Почти половина встречающихся в Северной Америке видов отнесена к типовой секции. Среди них — космополитный вид *S. tabernaemontani* (C. C. Gmel.) Palla и заносный из Европы *S. triqueter* (L.) Palla. Smith указал на необходимость специального изучения полиморфного *S. tabernaemontani* (с ним синонимизирован *Scirpus validus* Vahl) на всем его ареале с целью возможного выделения внутривидовых таксонов. Интересно отметить отсутствие в Северной Америке *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, что может служить дополнительным аргументом в пользу

видовой самостоятельности *S. tabernaemontani*, который рассматривается некоторыми авторами как разновидность или подвид первого вида. 2 вида секции *Schoenoplectus* эндемичны для территории «Флоры», а один — *S. pungens* (Vahl) Palla — является общим для Северной и Южной Америки, Западной Европы, Австралии и Новой Зеландии. Под названием *Scirpus americanus* Pers. он указывался для Калининградской обл. России, но гербарными сборами это указание не было подтверждено. Секция *Malacogeton* (Ohwi) S. G. Smith et Hayasaka включает 3 эндемичных для территории «Флоры» вида. В двух остальных секциях — *Actaeogeton* (Reichenb.) J. Raynal и *Supini* (Cherm.) J. Raynal — также нет видов, общих для данного региона и Евразии, не считая заносного в США *S. mucronatus*. Но один из эндемичных североамериканских видов из секции *Actaeogeton* — *S. smithii* (A. Gray) Soják обнаруживает родство с восточноазиатским видом *S. komarovii* (Roshev.) Soják, который иногда рассматривается в качестве его разновидности или подвида. По мнению S. G. Smith, *S. komarovii* правильнее считать самостоятельным видом.

В обработке *Eleocharis* (L.) R. Br. (S. G. Smith, J. Bruhl, M. González-Elizondo, F. Menapace; 67 видов, 29 эндемичных) принята классификация M. González-Elizondo и P. Peterson (1997), основанная на изучении большинства видов рода. Заметим, что этот обширный род, содержащий около 200 видов, распространен преимущественно в Новом Свете. Род разделен на 4 подрода — *Eleocharis* (самый большой по числу видов), *Scirpidium* (Nees) Kukkonen, *Zinserlingia* Egor. и *Limnochloa* (P. Beauv. ex T. Lestib.) Torr. В пределах подродов приведены ключи для определения видов. В типовом подроде имеются 3 секции — *Eleocharis* (с 5 сериями), *Eleogenus* (Nees) Benth. (с 2 сериями) и *Parvulae* Egor. Мною последняя секция включена в подрод *Zinserlingia* (Егорова, 2001), а одна из серий (*Ovatae*) секции *Eleogenus* рассматривается в ранге секции — *Annuae* Beauverd. Представитель другой серии — *Maculosae*, секции *Eleogenus* — *E. atropurpurea* (Retz.) J. et C. Presl, мною (Егорова, 1981) выбран в качестве лектотипа этой секции. Серия *Eleocharis* принята широко и включает не являющиеся близкими виды *E. palustris* (L.) Roem. et Schult., *E. mamillata* Lindb. f. и *E. uniglumis* (Link.) Schult. В секцию *Parvulae* Egor. наряду с видом *E. parvula* (Roem. et Schult.) Link ex Bluff et al., на основании которого она была установлена, включен близкий североамериканский вид *E. coloradoënsis* (Britton) Gilly. Из подрода *Scirpidium* на территории «Флоры», кроме преимущественно циркумбореального *E. acicularis* (L.) Roem. et Schult., встречается еще 6 в основном североамериканских видов, из них 2 эндемичных.

Подрод *Zinserlingia* представлен на территории «Флоры» 4 видами, 3 из которых эндемичны для этого региона, а 1 — *E. quinqueflora* (Hartm.) O. Schwarz — встречается и в Евразии. В синонимы к этому виду отнесен описанный из Северной Америки *E. fernaldii* (Svens.) Á. Löve, но в примечании отмечено, что большинство образцов с востока Северной Америки и некоторые растения из ее западных районов могут быть отнесены к *E. quinqueflora* subsp. *fernaldii* (Svens.) Hultén, но для решения вопроса о разделении *E. quinqueflora* на внутривидовые таксоны необходима ревизия подрода *Zinserlingia* в мировом масштабе.

В подрод *Limnochloa*, характерный для тропических, субтропических и теплоумеренных областей обоих полушарий, входит 7 американских видов.

В комментариях к роду *Eleocharis* отмечено наличие на территории «Флоры» крайне сложных в таксономическом отношении видовых комплексов, нуждающихся в дальнейшем исследовании. Такие комплексы состоят из видов родства *E. palustris*, *E. tenuis*, *E. quinqueflora* и *E. ovata*. Обработка *Eleocharis* содержит много новых данных по систематике этого обширного и весьма трудного в таксономическом отношении рода.

В обработке рода *Fimbristylis* Vahl (R. Kral; 16 видов, 5 эндемичных) виды расположены в систематическом порядке, но не распределены по таксономическим группам, хотя таковые предложены для видов отдельных регионов земного шара. 5 видов являются заносными, и среди них — *F. dichotoma* (L.) Vahl, один из самых распространенных видов рода, обычный сорняк в посевах риса, и *F. squarrosa* Vahl. *F. annua* (All.) Roem. et Schult. — общий вид для территории «Флоры». Евразии и всех остальных континентов. Заметим, что род *Fimbristylis* (около 100 видов) свойствен субтропическим и тропическим областям, и лишь отчасти — умеренным.

Как самостоятельный рассматривается в FNA род *Isolepis* R. Br. (S. G. Smith: 4 вида, 1 эндемичный), до недавнего времени обычно включавшийся в род *Scirpus* s. l. Таксоном родового уровня *Isolepis* считают J. Bruhl (1995), P. Goetghebeur (1998), I. Kukkonen (1998) и некоторые другие авторы. Очагом наибольшего видового разнообразия рода, включающего в целом около 70 видов, являются Африка и Австралия. В нашей флоре к *Isolepis* относится 1 вид — *I. setacea* (L.) R. Br., являющийся в Северной Америке заносным растением.

Обширный род *Cyperus* L., занимающий по числу видов (около 600) 2-е место в сем. *Cyperaceae* после *Carex*, представлен на территории, охватываемой FNA. 96 видами, включая 22 эндемичных вида и 19 заносных. Авторы обработки *Cyperus* — G. C. Tucker, известный своими работами по таксономии североамериканских видов рода, B. G. Marcks и J. R. Carter. Род понимается ими широко. 3 из 5 принятых в обработке подродов — *Pycreus*, *Juncellus* и *Diclidium* — рассматриваются некоторыми циперологами, в том числе и мною, как отдельные роды, соответственно *Pycreus* B. Beauv., *Juncellus* (Griseb.) C. B. Clarke и *Torulinium* Desv. ex Hamilt. 2 других подрода — *Pycnostachys* и *Cyperus* — принадлежат к *Cyperus* s. str. (Замечу, что в объеме этих двух подродов *Cyperus* принят мною в работе, посвященной обзору рода во флоре России (Егорова, 2002)). Виды *Cyperus* не распределены по секциям, как в известной монографии, принадлежащей G. Kükenthal (1935, 1936), что сильно затрудняет ориентацию в группах родства этого большого рода.

В FNA J. Bruhl и G. C. Tucker приняли род *Blysmopsis* Oteng-Yeboah с единственным видом *B. rufa* (Huds.) Oteng-Yeboah, известным как *Blysmus rufus* (Huds.) Link. От представителей *Blysmus* Panz. ex Schult. это растение отличают по форме стебля и листовых пластинок в поперечном сечении и анатомическому строению мезокарпия. Существует другая точка зрения на таксономический статус рода *Blysmopsis*. Н. Н. Цвелёв (1999) рассматривает этот таксон в качестве подрода рода *Blysmus* — subgen. *Blysmopsis* (Oteng-Yeboah) Tzvel. Но, возможно, более правильным было бы принять *Blysmopsis* в ранге секции.

В обработке *Rhynchospora* Vahl (R. Kral; 68 видов, 35 эндемичных) виды расположены с учетом классификаций, предложенных в первой половине XX в. монографом рода G. Kükenthal и исследовательницей североамериканских видов типового подрода S. Gale. Однако принятые в названных системах надвидовые таксоны (подроды, секции и другие подразделения) приведены в FNA только в комментариях к роду, но отсутствуют в тексте самой обработки, что представляет определенные неудобства для пользователей. Род *Rhynchospora* понимается в довольно широком объеме: в него включены в качестве секций типового подрода признаваемые до недавнего времени роды *Dichromena* и *Psilocarya*. Заметим, что *Rhynchospora* (свыше 250 видов) принадлежит к числу крупных родов сем. *Cyperaceae*. Наиболее богаты видами этого рода субтропические и тропические области Южной Америки. 2 вида *Rhynchospora* — *R. alba* (L.) Vahl и *R. fusca* (L.) Ait. f. — являются общими для Северной Америки и Евразии.

Род *Kobresia* Willd. представлен в Северной Америке, по данным P. Ball, 3 видами — *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz., *K. sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck. и *K. myosuroides* (Vill.) Fiori. В синонимы к *K. sibirica* справедливо отнесены описанные с территории «Флоры» *K. hyperborea* A. E. Porsild и *K. macrocarpa* Clokey ex Mackenz. Но при *K. simpliciuscula* не указано, что североамериканский материал по этому виду отнесен мною (Егорова, 1983) к описанному из Сибири подвиду *K. simpliciuscula* subsp. *subholarctica* Egor. («subgolarctica»), распространенному в арктических и бореальных областях почти по всей Голарктике, кроме Западной Европы, где встречается типовой подвид *K. simpliciuscula.* От последнего подвида subsp. *subholarctica* отличается наличием в соцветии боковых колосков 2 типов — одноцветковых (с 1 пестичным цветком) и 2—3-цветковых (с 1 пестичным и 1, реже 2 тычиночными цветками). У типового подвида все боковые колоски обычно одноцветковые, с 1 пестичным цветком, что получило отражение в описании *K. simpliciuscula*, приведенном A. O. Chater (1980) во «Flora Europaea». Заметим, что изображение *K. simpliciuscula* в FNA относится к subsp. *subholarctica.* Растения с признаками этого подвида рассматривались мною (Егорова, 1991) и в ранге вида, однако подвидовой статус является, по-видимому, более приемлемым для них.

В обработке *Carex* L. — самого крупного рода *Cyperaceae* во флоре Северной Америки (480 видов, 333 эндемичных) — принимали участие 19 авторов. Морфологическая характеристика *Carex*, обширные комментарии, отражающие различные аспекты изучения рода (и, в частности, его филогении методами молекулярной систематики: см. Roalson et al., 2001), таблица для определения 6 вспомогательных ключей (Key A, Key B, и т. д.) и в пределах их — ключи для определения секций составлены P. Ball и A. Reznicek, которым принадлежат и обработки многих секций *Carex.* Из других авторов секционных обработок можно назвать J. Bruhl, Ch. Bryson, P. Catling, W. Crins, D. Murray, R. Naczi, J. Reting, L. Standley, H. Toivonen, M. Waterway, D. Wujek и др.

В обработке *Carex*, как отмечено в FNA в комментариях к роду, принята модифицированная версия системы известного американского кариколога K. Mackenzie (1931, 1935). Mackenzie не признавал разделение осок на подроды, в противоположность монографу рода G. Kükenthal (1909) и многим другим авторам, и распределил виды между 71 секцией. В классификации *Carex* в FNA также нет подродов, а число секций — 70. Некоторые секции, представленные в системе Mackenzie, здесь объединены, другие приняты в более узком объеме, есть недавно описанные секции, включающие только американские виды (например, sect. *Glaucescentes* Reznicek). Изменилась номенклатура нескольких секций. Для 5 секций выявлены приоритетные названия. 4 из них имеются в системе *Carex*, предложенной G. Don в 1830 г. в работе J. C. Loudon «Hortus Britannicus». Этими секционными названиями являются: *Glareosae* (= sect. *Canescentes*, = sect. *Heleonastes*), *Clandestinae* (= sect. *Digitatae*), *Racemosae* (= sect. *Atratae*, = sect. *Microrhynchae*) и *Thuringiacae* (= sect. *Glaucae*). Там же Don впервые обнародовал в ранге секций названия *Cyperoideae*, *Paludosae* и *Paniceae*, приписываемые в литературе более поздним авторам. 5-е приоритетное секционное название — *Dornera* — дано J. Heuffel в 1859 г. для группы видов родства *C. pyrenaica*—*C. micropoda*, ранее описанной им как род *Callistachys.* Последний таксон K. Mackenzie (1931, 1935) принял в ранге секции (см.: Егорова, 1999), которая теперь стала синонимом секции *Dornera.*

Для секций *Lamprochlaenae* и *Spirostachyae*, включающих виды родства *C. supina* и *C. distans* соответственно, указан более ранний источник их действительного обнародования, без изменения авторства. К названиям отдельных секций добавлены авторы их базионимов в соответствии с положениями статей 21.4 и 33.2 Сент-

Луисского кодекса (Greuter et al., 2000). Например, авторство секции *Limosae* указано как «(Heuffel) Meinsh.», хотя K. F. Meinshausen при обнародовании в 1901 г. этого секционного названия не процитировал его базионима — безрангового названия *Limosae* Heuffel, появившегося в 1844 г. и относящегося к той же самой группе растений, что и одноименная секция. Приведем другой пример. Правильным цитированием авторства секции *Spirostachyae* теперь является «(Drejer) L. H. Bailey», а не «Drejer ex L. H. Bailey» (как принято в моей работе: Егорова, 1999), так как безранговое название *Carices spirostachyae* Drejer, согласно Сент-Луисскому кодексу (Greuter et al., 2000), считается действительно обнародованным и по придании ему правильной формы (т. е. *Spirostachyae*) может использоваться как базионим. Следует отметить, что в FNA при цитировании базионима рассматриваемой секции — *Carex* [unranked] *Spirostachyae* Drejer, не указана в кавычках имеющаяся в работе S. Drejer первоначальная форма этого названия, т. е. *Carices spirostachyae* и, таким образом, читателю неясно, что приведенный базионим — номенклатурная модификация оригинального названия.

Большинство приведенных в FNA секций *Carex* являются общими с Евразией. 3 секции — *Thuringiaca* (= sect. *Glaucae*), *Rhynchocystis* и *Spirostachyae* — представлены в Северной Америке только заносными натурализовавшимися видами — *C. flacca*, *C. pendula*, *C. distans* и др. 16 секций эндемичны для рассматриваемой территории. В основном это моно- и олиготипные таксоны. Наиболее крупные из эндемичных секций — *Laxiflorae* (16 видов) и *Phyllostachyae* (10 видов). Преимущественно североамериканскими являются секции *Acrocystis* (20 видов из 35 известных), *Porocystis* (8 из 10), *Phaestoglochin* (25 из 27), *Ovales* (72 из 85). Последняя секция — самая богатая в роде *Carex* по количеству видов.

Следует отметить, что в обработке *Carex*, как и в обработках других родов *Cyperaceae*, при названиях секций вместо порядковых номеров использованы буквенные обозначения (одинарные, двойные и тройные, например, a, aa, kkk и т. п., что, однако, достаточно неудобно для читателей, как при поисках секций, на которые в соответствующих комментариях сделаны только буквенные ссылки, так и для получения информации о количестве секций в роде, что можно узнать только путем специального подсчета этих таксонов. Давая общую характеристику секционной структуры *Carex* в FNA, нельзя не указать на повторяющуюся по всей обработке рода библиографическую ошибку в ссылках на работу A. Engler, «Das Pflanzenreich», имеющихся при секциях, установленных G. Kükenthal. В FNA соответствующий том этого издания приведен как «20[IV.38]», тогда как правильным цитированием является «38[IV.20]», где 38 означает номер тома (Heft), а IV.20 — индекс сем. *Cyperaceae*.

Обращает на себя внимание очень большое число видов *Carex* (333 из 480), являющихся эндемичными для территории, охватываемой FNA, что позволяет считать этот регион мощным очагом видообразования в роде. Небезынтересно отметить, что на территории бывшего СССР, по площади и количеству видов *Carex* более или менее соизмеримой с рассматриваемым регионом, встречается только 25 эндемичных видов и подвидов из 382 таксонов видового и подвидового рангов (Егорова, 1999).

19 видов *Carex* приведены в FNA как заносные натурализовавшиеся растения, некоторые из них, например *C. spicata* Huds. (= *C. contigua* Hoppe), стали обычными представителями флоры отдельных районов Северной Америки.

На территории «Флоры» встречаются многочисленные, в основном стерильные гибриды, о которых сообщается в комментариях к предполагаемым родительским видам, и только стабилизировавшиеся, преимущественно фертильные, гибри-

ды приводятся как самостоятельные виды, хотя некоторые из них (например, *C. salina*, *C. recta*) не встречаются за пределами ареалов их родителей.

Выскажем некоторые замечания, касающиеся трактовки принятых в FNA секций и видов *Carex* и их номенклатуры. *C. chordorrhiza* Ehrh. ex L. fil. — циркумбореальный вид с оригинальной жизненной формой (она характеризуется наличием стелющихся облиственных вегетативных побегов, от которых отходят вертикальные вегетативные и репродуктивные побеги) — выделен в FNA в секцию *Chordorrhizae* Meinsh. Мною этот вид включен в секцию *Divisae* Christ ex Kük., в подсекцию *Chordorrhizae* (Meinsh.) Egor. (Егорова, 1999). Заметим, что точно такую же жизненную форму имеет восточноазиатский вид *C. pseudocuraica* F. Schmidt — представитель секции *Holarrhenae* (Döll) Pax, выделенный в подсекцию *Pseudocuraicae* (Egor.) Egor. Вопрос о систематическом положении обоих названных видов, в особенности первого из них,не вполне ясен, и мог бы стать предметом молекулярных исследований.

Следуя K. Mackenzie, A. Reznicek и P. Catling объединили в секции *Divisae* виды родства *C. divisa* Huds., с одной стороны, и родства *C. duriuscula* C. A. Mey., — с другой. Последние были выделены В. И. Кречетовичем, на мой взгляд, справедливо, в секцию *Boernera* (см.: Егорова, 1999).

Западноамериканский вид *C. laeviculmis* Meinsh., который F. Naczi с сомнениями включил в секцию *Deweyanae* (Tuckerm. ex Mackenz.) Mackenz., принадлежит, по всей вероятности, к секции *Glareosae* (= sect. *Canescentes*). Растения из Восточной Сибири и российского Дальнего Востока, отнесенные G. Kükenthal (1909) и В. И. Кречетовичем (1935) к этому виду, описаны мною как *C. kreczetoviczii* Egor. в составе секции *Canescentes* (теперь — sect. *Glareosae*).

Правильным цитированием авторства секций *Stellulatae* и *Ovales*, преимущественно североамериканских, но представленных и в нашей флоре, является «(Kunth) Christ.», а не «Kunth», как указано в FNA. Названные группы родства, описанные C. Kunth в 1837 г. в «Enumeratio plantarum», не имеют секционного ранга. Заметим, что для секции *Laxiflorae* (случай, аналогичный с упомянутыми выше секциями) авторство процитировано верно: «(Kunth) Mackenzie».

Секция *Placocystis* Dumort. (= sect. *Acutae*), одна из наиболее крупных в Северной Америке (31 вид) и трудных в систематическом отношении групп осок, принята авторами ее обработки (L. Standley, J. Cayouette, L. Bruederle) в широком объеме, с включением в нее секции *Temnemis* (Rafin.) V. Krecz. (виды родства *C. paleacea* и *C. subspathacea*). Материал проработан очень детально, в особенности по широко распространенным североамериканским эндемикам — *C. scopulorum* T. Holm и *C. lenticularis* Michx., разделенным на 3 и 5 разновидностей соответственно. Нельзя согласиться с мнением названных авторов, что *C. lenticularis* имеет очень близкое родство с *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth и *C. rufina* Drej. 3 разновидностями представлена в обработке *C. aquatilis* Wahlenb., причем в синонимы одной из них — var. *minor* Boott — отнесена *C. stans* Drej., рассматриваемая нередко и, в частности, в моей работе (Егорова, 1999) как *C. aquatilis* subsp. *stans* (Drej.) Hult. Принята как вид *C. ramenskii* Kom., в отношении которого высказано предположение, что он является стабилизировавшимся гибридом между *C. lyngbyei* Hornem. и *C. subspathacea* Wormsk. По моему мнению, растения, описанные как *C. ramenskii*, являются подвидом последнего вида. Стабилизировавшимися гибридами авторы обработки рассматриваемой секции считают *C. salina* Wahlenb. и *C. recta* Boott. В качестве родителей *C. salina* указаны *C. paleacea* Wahlenb. и *C. subspathacea*, хотя к такому выводу трудно прийти, базируясь на морфологических признаках этих видов, в особенности первого из них. Родительскими видами для *C. recta* названы *C. aquatilis* и

C. paleacea на основании изучения кариотипов этих трех видов. Нельзя признать правильной синонимизацию *C. cryptocarpa* C. A. Mey. с *C. lyngbyei* (об отличиях между данными видами см.: Егорова, 1999). *C. bigelowii* Torr. ex Schwein. представлена в обработке 2 подвидами — типовым и subsp. *lugens* (T. Holm) Egorova. Подвидовой ранг был принят мной для *C. lugens* в 1973 г., но позднее (Егорова, 1999) я привела этот таксон как самостоятельный вид. Изучение в Стокгольме в 2000 г. фотографии типового образца *C. lugens*, фрагмента типа (изотипа) и других материалов убедило меня в том, что *C. lugens* не имеет близкого родства с *C. bigelowii* и отличается от всех таксонов комплекса *C. bigelowii* наличием плотных (иногда рыхловатых) дерновин или кочек. *C. bigelowii* характеризуется присутствием хорошо выраженных ползучих корневищ. Я не знаю случаев, чтобы внутривидовые таксоны различались по характеру строения побегов.

С удовлетворением можно отметить, что знаток секции *Racemosae* G. Don (= sect. *Microrhynchae*, = sect. *Atratae*) D. Murray, признал самостоятельность видов *C. media* R. Br. и *C. adelostoma* V. Krecz., которые рядом авторов рассматриваются как подвиды — *C. norvegica* subsp. *inferalpina* (Wahlenb.) Hult. и *C. buxbaumii* subsp. *alpina* (C. Hartm.) Liro соответственно. *C. sabulosa* Turcz. ex Kunth, приведенная мною для Аляски (Егорова, 1999) на основании устного сообщения Б. А. Юрцева, указывается для этого региона и Murray. В ареал *C. sabulosa* включен и Юкон, вследствие отождествления с названным видом описанного из этого региона *C. leiophylla* Mackenz.

C. nesophila T. Holm (= *C. tolmiei* auct.), встречающийся в арктических районах Дальнего Востока и на Аляске, приведен D. Murray в обработке секции *Scitae* Kük. в качестве подвида североамериканского вида *C. microchaeta* T. Holm, произрастающего на Аляске и в Западной Канаде. Возможно, в Северной Америке подвидовой статус *C. nesophila* более очевиден, чем на северо-востоке Азии, где этот вид обнаруживает стабильность признаков. Амфипацифический вид *C. macrochaeta* C. A. Mey., включенный мной в секцию *Scitae*, P. Ball поместил в секцию *Limosae* (Heuff.) Meinsh., заметив при этом, что вопрос о секционной принадлежности данного вида нуждается в дальнейшем изучении. Следует сказать, что от представителей секции *Limosae C. macrochaeta* хорошо отличается отсутствием папилл на мешочках и наличием остей у кроющих чешуй пестичных колосков. В синонимику вида секции *Limosae* — *C. rariflora* (Wahlenb.) Sm. — случайно попала комбинация «*C. rariflora* var. *pluriflora* (Hult.) Egor.» (в действительности, *C. rariflora* subsp. *pluriflora*), которая должна быть отнесена в синонимы *C. pluriflora* Hult., принятой P. Ball в качестве самостоятельного вида.

В секции *Paniceae*, обработка которой выполнена P. Rothrock и A. Reznicek, вызывает сомнение правильность отнесения американского материала к *C. vaginata* Tausch. Судя по морфологическому описанию и рисунку, *C. vaginata* в понимании названных авторов отличается от евразиатских образцов этого вида тонкими удлиненными носиками мешочков и принадлежит к американскому виду *C. saltuensis* L. H. Bailey, синонимизированному в FNA с *C. vaginata*. Авторы обработки выражают сомнения в принадлежности *C. vaginata* к секции *Paniceae*, поскольку в отличие от других видов этой преимущественно североамериканской секции (10 видов из 14 известных, 3 вида общих с Евразией) у *C. vaginata* нет папилл на абаксиальной стороне листовых пластинок и на мешочках. Однако наличие у мешочков *C. vaginata* асимметрии, характерной для видов секции *Paniceae*, позволяет считать этот вид членом последней. Заметим, что у остальных представителей секции *Paniceae* папиллы на мешочках развиты в разной степени: у одних видов они очень обильны, у других (*C. panicea* L., *C. woodii* Dew.) имеются только в верхней части мешочков.

В обработке секции *Chlorostachyae* Meinsh., выполненной P. Ball, в синонимы к *C. capillaris* L. отнесен *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor., хотя этот почти циркумполярный вид, по крайней мере на территории восточноевропейской и азиатской Арктики хорошо морфологически отграничен от *C. capillaris*, а к востоку от Лены полностью замещает этот вид. В американской Арктике, по-видимому, встречается только *C. fuscidula*. *C. krausei* Boeck. принят как самостоятельный вид, но при этом отмечено, что его таксономический статус неясен, и некоторыми авторами растения с признаками *C. krausei* рассматриваются в качестве внутривидового таксона *C. capillaris*. Изучение гербарных образцов, соответствующих *C. krausei* (лектотип вида в LE!) и собранных в Северной Евразии и на Аляске, позволяет сделать вывод о видовой самостоятельности *C. krausei* и его морфологической и в большой степени и географической обособленности от *C. capillaris*.

Следует сказать о трактовке в FNA 2 видов секции *Aulocystis* Dumort. Описанный из Северной Америки циркумполярный вид *C. misandra* R. Br. впервые был объединен авторами обработки названной секции — P. Ball и J. Mastroguiseppe — с *C. fuliginosa* Schkuhr. Другими авторами *C. misandra* рассматривается как самостоятельный вид или в качестве подвида *C. fuliginosa*. Последний вид (или типовой его подвид, в случае разделения на подвиды) традиционно считается растением альпийского пояса гор Западной и, отчасти, Восточной Европы. И хотя различия между *C. fuliginosa* и *C. misandra* носят количественный характер, считать эти виды конспецифичными и приводить для Северной Америки *C. fuliginosa* едва ли является правильным. В отношении другого вида рассматриваемой секции — *C. petricosa* Dew., описанного из Северной Америки, сказано, что он включает в себя азиатский вид *C. macrogyna* Turcz. ex Steud. Формально *C. macrogyna* не отнесена в FNA в синонимы к *C. petricosa*, но при характеристике ареала последнего вида перечислены регионы распространения *C. macrogyna*, т. е. Центральная, Северная и Северо-Восточная Азия. Комментируя признаки, приведенные мною (Егорова, 1999) в качестве отличительных для *C. macrogyna* и *C. petricosa* (верхушечный колосок у первого вида за редким исключением тычиночный, а у второго, как правило, андрогинный), авторы обработки отмечают, что у *C. petricosa* верхушечный колосок бывает и андрогинным и тычиночным. Но если, по их мнению, *C. macrogyna* и *C. petricosa* не различаются по строению верхушечного колоска, с чем я не могу согласиться, следует принять во внимание различие между этими видами по числу рылец, который у *C. petricosa* 3—2, а у *C. macrogyna* всегда 3. Поэтому, на мой взгляд, рассматриваемые виды не являются идентичными.

В широком объеме принята в FNA секция *Vesicariae* J. Carey, в которую A. Reznicek и B. Ford включили виды секции *Pseudocypereae*. Отмечая высокую вариабельность *C. saxatilis* L. в Северной Америке, названные авторы не разделяют тем не менее данный вид на таксоны видового или внутривидового ранга, мотивируя это тем, что между западноамериканскими представителями вида (= *C. physocarpa* J. et C. Presl) и восточноамериканскими (= *C. miliaris* Michx., = *C. saxatilis* s. str.) имеет место клина, вследствие чего нельзя выделить дискретные таксоны. По моему мнению, *C. miliaris* и *C. saxatilis* являются разными видами. *C. saxatilis* s. str. (= *C. saxatilis* subsp. *saxatilis*) встречается только на крайнем востоке Северной Америки, а в западных ее регионах явно преобладают растения, относящиеся к *C. saxatilis* subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela (= *C. physocarpa*, = *C. procerula* V. Krecz.). Неожиданным для меня явилось отождествление в FNA *C. rhynchophysa* C. A. Mey. — довольно обычного в Северной Евразии (кроме Западной Европы) вида — с описанным из Канады *C. utriculata* Boott. Последний вид приведен авторами обработки секции *Vesicariae* для всей территории, охватываемой FNA. При изучении в 1963 г. ти-

па *C. utriculata*, полученного из Кью (K), у меня не сложилось представления о том, что *C. utriculata* и *C. rhynchophysa* принадлежат к одному и тому же виду. Типовой образец *C. utriculata* обнаруживает большое сходство с *C. rostrata* Stokes, от которой отличается остистыми чешуями пестичных колосков и большей шириной этих колосков (см.: Егорова, 1999). Американскими и нашими авторами, судя по определению гербарного материала, за *C. utriculata* принимались относительно широколистные экземпляры *C. rostrata*. В описании *C. utriculata*, приведенном в FNA, мешочки характеризуются как зеленые или соломенно-желтые, кроющие чешуи пестичных колосков — как острые или иногда (как и в описании *C. rostrata*) заостренно-остистые. У *C. rhynchophysa*, синонимизированной, как было сказано выше, с *C. utriculata*, мешочки рано (до созревания плодов) буреющие, а кроющие чешуи не бывают остистыми. Вопрос о произрастании *C. rhynchophysa* в Северной Америке не может считаться решенным. Этот вид не приведен для данного региона В. И. Кречетовичем (1935) во «Флоре СССР». Ни одного экземпляра *C. rhynchophysa* с территории Северной Америки не было в моем распоряжении. Имеющиеся в LE 2 образца из Канады (Британская Колумбия), определенные как *C. rhynchophysa*, принадлежат к *C. rostrata*. В моей ранней работе (Егорова, 1966б) *C. rhynchophysa* была приведена для северо-запада Северной Америки по литературным данным.

Трудно принять точку зрения W. Crins, выраженную им в обработке секции *Ceratocystis* Dumort. (= sect. *Flavae*) в FNA и в более ранней работе, на широкий объем описанной из Северной Америки *C. viridula* Michx. В синонимы к типовой разновидности этого вида — var. *viridula* — Crins отнес европейские таксоны — *C. serotina* Mérat (= *C. oederi* auct.) и *C. scandinavica* E. W. Davies. Все предыдущие авторы, в частности G. Kükenthal, В. И. Кречетович, E. Hultén, рассматривали *C. viridula* или в качестве самостоятельного вида, или как внутривидовой таксон *C. oederi* Retz. (в действительности *C. oederi* auct. non Retz., = *C. serotina* Mérat). Свое мнение о таксономических отношениях между *C. viridula*, *C. serotina* и *C. scandinavica* я выразила ранее (Егорова, 1999). Интродуцированный в Северную Америку западноевропейский вид *C. demissa* Hornem. принят Crins как *C. viridula* subsp. *oedocarpa* (Anders.) B. Schmid. Следует заметить, что секция *Ceratocystis* включает в себя комплексы видов, характеризующиеся значительной вариабельностью, усиливающейся процессами гибридизации, что обусловливает разнообразие таксономических взглядов и затрудняет более или менее объективную оценку объема и статуса таксона.

В секции *Clandestinae* (= sect. *Digitatae*) только один из 4, приведенных W. Crins видов — *C. pedunculata* Muhl. ex Willd. — является несомненным ее представителем. Этот восточноамериканский вид обнаруживает очень близкое родство с восточноазиатским видом *C. erythrobasis* Lévl. et Vaniot, указанным в FNA под названием *C. pedunculata* var. *erythrobasis* (Lévl. et Vaniot) T. Koyama только для п-ова Корея, хотя данное растение произрастает также на юге Дальнего Востока России и в Северо-Восточном Китае (Егорова, 1999). *C. pedunculata* и *C. erythrobasis* являются одними из видов, демонстрирующих восточно-североамерикано-восточноазиатские флористические связи. У других 3 видов, включенных W. Crins в секцию *Clandestinae* — *C. richardsonii* R. Br., *C. concinna* R. Br. и *C. concinnoides* Mackenz. — мешочки имеют прямые носики и в основании не оттянутые, в то время как у рассмотренных выше и всех остальных видов секции носики косые, немного смещенные на переднюю (абаксиальную) грань мешочка, и основания мешочков довольно сильно оттянутые и иногда превращенные в элайосом. Возможно, эти 3 названных вида образуют особую группу родства. Нельзя согласиться с мнением Crins, что евразиатский вид *C. ericetorum* Poll. следует относить к секции *Clandestinae*, а не к секции *Acrocystis* Dumort. (= sect. *Montanae*).

C. hepburnii Boott (секция *Nardinae* (Tuckerm.) Mackenz.), описанная из Северной Америки (Скалистые горы), отождествлена D. Murray в FNA с европейским видом *C. nardina* Fries. По моим данным (Егорова, 1966а, 1966б, 1999), *C. nardina* распространена на севере Швеции и Норвегии, в Исландии и на Шпицбергене, а *C. hepburnii* — в арктических и северных районах Северной Америки и на крайнем северо-востоке Азии (Чукотка). Как отмечает Murray, в Европе встречается только форма, соответствующая *C. nardina*, в то время как в Северной Америке произрастают и последняя форма, и форма, относящаяся к *C. hepburnii*, и промежуточные варианты. Не получив ясного представления о взаимоотношениях названных таксонов в Северной Америке, Murray синонимизировал *C. hepburnii* с *C. nardina.* Сходные таксономические отношения наблюдаются в Северной Америке и между двумя видами из секции *Capituligerae* Kük. — *C. capitata* L. и *C. arctogena* H. Smith. Название последнего вида Murray синонимизировал с *C. capitata* на том основании, что оба вида, хорошо различаясь на севере Европы по морфологическим признакам и экологии, в Северной Америке не обнаруживают четких различий, так как наряду с типичными представителями видов имеются многочисленные образцы с неопределенной видовой принадлежностью. По мнению многих российских систематиков, наличие промежуточных форм между видами не может служить основанием для объединения последних.

Обработка *Cyperaceae* завершается монотипным родом *Cymophyllus* Mackenz., эндемичным для востока Северной Америки (южные Аппалачи). *Cymophyllus* очень близок, на мой взгляд, к роду *Carex*, в составе которого (как *Carex fraseriana* Ker Gawl.) был описан единственный его вид *Cymophyllus fraserianus* (Ker Gawl.) Kartesz et Gandhi. Соцветие *Cymophyllus* состоит из одного андрогинного колоска, в верхней половине которого расположены тычиночные цветки, в нижней — заключенные в мешочки, как у представителей *Carex*, пестичные цветки. Листовая пластинка у растений *Cymophyllus* широкая, без язычка, переходящая внизу в удлиненное открытое (незамкнутое) влагалище. Заметим, что листья с широкими пластинками, без язычка, свернутыми внизу в очень короткое или удлиненное влагалище, имеют некоторые восточноазиатские виды *Carex*, например *C. siderosticta* Hance, *C. kucyniakii* Raymond, *C. hatuyenensis* K. Khoi. Поэтому выделение рода *Cymophyllus* представляется мне недостаточно обоснованным. Для растений, относимых к этому роду, был бы более приемлем секционный ранг в пределах рода *Carex*.

В заключение следует отметить, что выход в свет 23-го тома издания «Flora of North America north of Mexico», содержащего ценную критическую, прекрасно иллюстрированную современную сводку по *Cyperaceae* крупного региона, является большим событием для ботаников (особенно для систематиков и флористов) всего мирового сообщества. Обработка *Cyperaceae* — крупный вклад в познание этого обширного, таксономически сложного космополитного семейства. Важный итог обработки состоит и в том, что она выявила множество еще не решенных проблем, касающихся объема, статуса и родственных связей таксонов разного ранга, нуждающихся в дальнейшем исследовании.

Благодарности

Я искренне признательна J. L. Zarucchi (USA, St. Louis, Missouri Botanical Garden) и D. F. Murray (USA, Fairbanks, University of Alaska) за присылку мне рецензируемого в настоящей статье 23-го тома, а D. F. Murray, кроме того, за любезное

объяснение значения номинаций организационно-редакционной структуры FNA. Мне приятно выразить также свою благодарность Т. В. Шулькиной (USA, St. Louis, Missouri Botanical Garden) за установление контактов с американскими коллегами и И. В. Татанову за помощь при подготовке рукописи статьи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49600).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Осоки СССР. Виды подрода *Vignea.* М.; Л., 1966а. 266 с.

Егорова Т. В. Род *Carex* L. // Арктическая флора СССР. М.; Л. 1966б. Вып. 3. С. 40—163.

Егорова Т. В. Сем. *Cyperaceae* Juss. // Растения Центральной Азии. Л., 1967. Вып. 3. С. 3—90.

Егорова Т. В. Сем. Осоковые — *Cyperaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 83—219.

Егорова Т. В. Система и конспект рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1981. Т. 18. С. 95—124.

Егорова Т. В. Семейство Осоковые (*Cyperaceae*) / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 292—310.

Егорова Т. В. Система и конспект рода *Kobresia* Willd. (*Cyperaceae*) флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1983. Т. 20. С. 67—85.

Егорова Т. В. Обзор родов *Kobresia* и *Carex* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1735—1749.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Санкт-Петербург, Сент-Луис, 1999. 772 с.

Егорова Т. В. Таксономический обзор рода *Eleocharis* R. Br. (*Cyperaceae*) флоры России // Новости систематики высших растений. СПб., 2001. Т. 33. С. 56—85.

Егорова Т. В. Род *Cyperus* L. (*Cyperaceae*) во флоре России // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 12—33.

Егорова Т. В., Татанов И. В. О систематическом положении *Bolboschoenus planiculmis* и *Bolboschoenus koshewnikowii* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 131—142.

Камелин Р. В. О проекте «Флора России (Flora of Russian Federation, Flora Rossiae)» // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 1—8.

Кречетович В. И. Род Осока — *Carex* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 111—464.

Новосёлова М. С. Система рода *Eriophorum* (*Cyperaceae*). I. Подроды *Erioscirpus*, *Eriophoropsis*, *Phyllanthela* // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 11. С. 77—89.

Новосёлова М. С. Система рода *Eriophorum* (*Cyperaceae*). II. Подрод *Eriophorum* // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 12. С. 66—75.

Новосёлова М. С. Род *Eriophorum* L. (*Cyperaceae*) во флоре России // Новости систематики высших растений. СПб., 2001. Т. 33. С. 44—55.

Новосёлова М. С. Род *Trichophorum* Pers. (*Cyperaceae*) во флоре России // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 41—50.

Цвелёв Н. Н. Об объеме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 109—117.

Bruhl J. J. Sedge genera of the world: Relationships and new classification of the *Cyperaceae* // Austral. Syst. Bot. 1995. Vol. 8. P. 125—305.

Brummitt R. K., Powell C. E. Authors of plant names. Kew, 1992. 732 p.

Chater A. O. Kobresia Willd. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 289—290.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p.

Flora of North America north of Mexico. Ed. by Flora of North America Editorial Committee. New York, Oxford, 2002. Vol. 23. Magnoliophyta: Commelinidae (in part): Cyperaceae. xxiv + 608 p.

Goetghebeur P. Cyperaceae / Ed. by K. Kubitzki. The families and genera of vascular plants. Vol. 4. Flowering plants. Monocotyledons. Berlin, Heidelberg, 1998. P. 141—190.

González-Elizondo M. S., Peterson P. M. A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (*Cyperaceae*) // Taxon. 1997. Vol. 46. N 3. P. 433—449.

Greuter W. et al. International code of botanical nomenclature (Saint Louis Code). Königstein, 2000. xviii + 474 p.

Hayasaka E., Ohashi H. Achene gross morphology and pericarp anatomy of Japanese *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // J. Jap. Bot. 2002. Vol. 77. N 1. P. 9—23.

Koyama T. Bolboschoenus // Flora of Taiwan. Taipei, 1978. Vol. 5. P. 206—207.

Koyama T. The genus *Bolboschoenus* Palla in Japan // Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto). 1980. Vol. 31. N 4-6. P. 139—148.
Kükenthal G. Cyperaceae-Caricoideae / Ed. by A. Engler. Das Pflanzenreich, Leipzig, 1909. H. 38. 824 S.
Kükenthal G. Cyperaceae-Scirpoideae-Cypereae / A. Engler, L. Diels. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1935, 1936. H. 101. 1935. Lief. 1. S. 1—160; 1936. Lief. 2—4. S. 161—671.
Kukkonen I. Cyperaceae / K. H. Rechinger. Flora iranica. Flora des iranischen Hohlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1998. N 173. 307 p. + 42 tab.
Roalson E. H., Columbus I. T., Friar E. A. Phylogenetic relationships in *Cariceae* (*Cyperaceae*) based on ITS (nr DNA) and trn T—L—F (cp DNA) region sequences: Assessment of subgeneric and sectional relationships in *Carex* with emphasis on section *Acrocystis* // Syst. Bot. 2001. Vol. 26. P. 318—341.
Smith S. G., Hayasaka E. Deliniation of *Schoenoplectus* sect. *Malacogeton* (*Cyperaceae*), new combinations, and distinctions of species // J. Jap. Bot. 2001. Vol. 76. N 6. P. 339—343.
Takhtajan A. Floristic regions of the world. Berkeley etc., 1986. xxii + 523 p.
Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

SUMMARY

The general structure of the great floristic account «Flora of North America north of Mexico», being issued now in USA, is characterized. The items of information on the scientific-organizational system of this edition and the team of authors of the volume 23 containing the treatment of the *Cyperaceae* are given. The peculiarities of the taxonomical structure of the *Cyperaceae* in the North American contained in this volume are recorded. The features of the treatment of the family as a whole and its separate taxa are marked. Some questions concerning systematics, nomenclature and geographic distribution are discussed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.44)

© М. А. Березуцкий, А. В. Панин, Л. А. Серова, И. В. Шилова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

M. A. BEREZUTSKY, A. V. PANIN, L. A. SEROVA, I. V. SHILOVA. FLORISTIC RECORDS IN THE SARATOV REGION

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Московская, 156
Факс (8452) 224-16-96
E-mail: botany@sgu.ru
Поступила 22.07.2003
Окончательный вариант получен 12.08.2003

Сообщается о находках 9 новых и 15 редких для флоры Саратовской обл. видов сосудистых растений.

Ключевые слова: флора, Саратовская обл., новые и редкие виды.

В последнее десятилетие значительное внимание ботаников уделяется изучению флоры Саратовской обл. (Еленевский и др., 1992, 1994, 1996; Киреев, 1993, 1999; Скворцов, 1995; Березуцкий, 2000, и др.). Особенно заметным событием в ее исследовании является выход в свет двух монографий — «Растения Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) и «Определитель растений Саратовской области (Правобережье Волги)» (Еленевский и др., 2001). Ниже нами приводятся данные о флористических находках, дополняющих и уточняющих представление о современном состоянии флоры исследуемой территории. Виды, отмеченные звездочкой (*), приводятся впервые для Саратовской обл.

Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. Базарно-Карабулакский р-н, 5 км северо-западнее пос. Базарный Карабулак, урочище «Крутые Вершины», лесной овраг, 5 V 2001, М. Березуцкий, И. Шилова, А. Панин. Одно из немногих достоверно известных местонахождений этого папоротника на территории Саратовской обл. Ранее встречался более широко, однако при повторных исследованиях в местах старых сборов (особенно в окр. г. Саратова) не обнаружен.

Caulinia minor (All.) Coss. et Germ. Аткарский р-н, между с. Николаевка и с. Чемизовка, пойменное озеро, 15 VIII 1989, М. Березуцкий. Вид не указывается в «Растениях Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000).

Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl. 1) Саратовский р-н, станция Буркин, ж.-д. насыпь, 26 VI 1996, М. Березуцкий; 2) г. Саратов, Заводской р-н, на берегу водоема вдоль трамвайных путей маршрута № 2, 5 VII 2001, А. Панин, И. Шилова. В монографии А. Г. Еленевского с соавторами (2001) указывается лишь одно местонахождение.

Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng. 1) Балтайский р-н, окр. с. Балтай, 1.5 км к юго-западу от села, северный склон, на песке, 10 VII 1982, И. Шилова; 2) там же,

1 км к юго-западу от с. Донгуз, степь на супеси с выходами песчаника, 7 VI 1983, она же; 3) там же, 0.5 км от с. Столыпино (бывш. Калинино), степь на юго-западном склоне, 19 VII 1983, она же. Редкое в Саратовской обл. растение, в монографиях Еленевского с соавторами (2000, 2001) не приводится.

**Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel. Г. Саратов, р-н станции «Трофимовский-1», ж.-д. насыпь, 25 VI 2001, М. Березуцкий. Новый для флоры Саратовской обл. В качестве адвентивного вида известен в Московской обл. и Удмуртии (Бочкин и др., 1999).

Carex hartmanii A. Cajand. Базарно-Карабулакский р-н. в 2 км севернее с. Алексеевка, березняк, 5 V 2001, М. Березуцкий. Не приводится в «Растениях Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000).

Juncus filiformis L. Базарно-Карабулакский р-н, в 1.5 км к западу от с. Сухой Карабулак, вблизи фермы, по берегам ручья и в воде. 31 VIII 2000, И. Шилова, А. Панин. Определила Т. В. Егорова (LE). Единственное современное достоверное местонахождение вида в Саратовской обл. Ранее указывался К. Клаусом (1852).

**Allium podolicum* (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Racib. Хвалынский р-н, национальный парк «Хвалынский». Склон холма к юго-западу от горы Беленькой, 17 VIII 1999, Л. Серова. Новый вид для флоры Саратовской обл.

**Cerastium nemorale* Bieb. Саратовский р-н, между станцией Буркин и опорным пунктом, 19 км, ж.-д. насыпь, 19 V 2001 и 12 VI 2001, М. Березуцкий. Для Саратовской обл. указывается впервые. Ближайшие местонахождения — в Воронежской обл. (Губанов и др., 1995).

**Sedum reflexum* L. Г. Саратов, Соколовская гора, степной склон, 16 VII 2001, М. Березуцкий. Как дикорастущее для области приводится впервые. Популяция приурочена к естественному местообитанию вдалеке от места культивирования. Растения проходят полный жизненный цикл и активно разрастаются.

Astragalus wolgensis Bunge. Татищевский р-н, 1 км юго-западнее хутора Готовицкий, степной склон, 2 V 2001, М. Березуцкий. Очень редкий в области вид.

**Anthriscus longirostris* Bertol. Г. Саратов, полоса отчуждения железной дороги у платформы «Студгородок», 9 V 2001, М. Березуцкий. Новый вид для флоры Саратовской обл. В Волгоградской обл. является аборигенным видом степных сообществ (Маевский, 1964).

Turgenia latifolia (L.) Hoffm. Окр. г. Саратова, р-н Будановой горы, поле, 26 VI 1996, М. Березуцкий. В «Растениях Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) указывается только одно местонахождение.

**Swida australis* (C. A. Mey) Pojark. ex Grossh. Окр. г. Саратова, 1 км западнее пос. Александровка, степной овраг, 16 VIII 2001, М. Березуцкий. Как дикорастущее для области приводится впервые. Вероятно, диаспоры занесены птицами из лесополосы.

Lamium maculatum (L.) L. Саратовский р-н, окр. станции Буркин, ж.-д. насыпь, 19 V 2001, М. Березуцкий. Первое достоверное указание для территории области со времени К. Клауса (1852).

Melampyrum nemorosum L. Балтайский р-н, к юго-западу от с. Столыпино, опушка леса, по северному склону и на водоразделе, в лесу и на вырубке, 24 VI 2001,

И. Шилова, А. Панин. Редкое для области растение. В монографии Еленевского с соавторами (2001) указывается лишь одно местонахождение.

Scrophularia umbrosa Dumort. 1) Базарно-Карабулакский р-н, исток р. Медведица, берег ручья, 18 VII 1984, И. Шилова. 2) Саратовский р-н, окр. с. Буркин Буерак, берег ручья, 28 VIII 1984, М. Березуцкий. В «Растениях Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) приводятся только два местонахождения.

Galium mollugo L. Г. Саратов, ж.-д. насыпь между платформами «Студгородок» и «Пл. Ленина», 17 VI 1996, М. Березуцкий. Определил А. Г. Еленевский. Редкое растение. Приводятся лишь два местонахождения (Еленевский и др., 2000).

Anthemis ruthenica Bieb. Саратовский р-н, станция Буркин, ж.-д. насыпь, 19 V 2001, М. Березуцкий. Второе указание для области.

**Hieracium largum* Fries. Хвалынский р-н, национальный парк «Хвалынский», лес вблизи горы Беленькой, 21 VIII 1999, Л. Серова. Определение подтверждено А. Н. Сенниковым (LE). Мы приводим этот таксон в ранге вида, следуя Р. Н. Шлякову (1989), хотя, возможно, более справедливо согласиться с А. Н. Сенниковым (1999) в том, что правильнее рассматривать эту ястребинку как голую форму *H. robustum* Fries.

**H. onegensis* (Norrl.) Norrl. Базарно-Карабулакский р-н, в сосняке на дне балки в 3 км к западу от с. Алексеевка, 18 VII 1984, И. Шилова. Определил А. Н. Сенников (LE).

**Lagoseris sancta* (L.) K. Maly. Окр. г. Саратова, район с. Березина Речка, полоса отчуждения железной дороги, массово, 27 V 2001, М. Березуцкий. Новый вид для флоры области. В данном местонахождении он активно осваивает антропогенно нарушенные степные склоны. Ближайшие местонахождения расположены в Волгоградской обл. (устное сообщение А. П. Сухорукова).

Phalacroloma annuum (L.) Dumort. Окр. г. Саратова, между пос. Комсомольский и с. Березина Речка. Полоса отчуждения железной дороги, 16 VIII 2001, М. А. Березуцкий. В «Растениях Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) указывается только два местонахождения.

Гербарные сборы приведенных видов хранятся в Саратовском государственном университете им. Н. Г. Чернышевского, большинство дублетов передано в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Авторы выражают благодарность за помощь в определении растений А. Г. Еленовскому, Т. В. Егоровой, А. Н. Сенникову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М. А. Новые и редкие виды флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 58—59.

Березуцкий М. А., Мавродиев Е. В., Сухоруков А. П. Заметки о новых редких и критических таксонах флоры юго-востока Европы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 63—65.

Бочкин В. Д., Сухоруков А. П., Шовкун Н. Н., Алексеев Ю. Е. Дополнение к адвентивной флоре Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 5. С. 52—55.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений Европейской России. М., 1995. 560 с.

Еленевский А. Г., Мичурин В. Г., Решетникова Т. Б. и др. Редкие и критические растения Саратовской флоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 101—103.

Еленевский А. Г., Мичурин В. Г., Решетникова Т. Б. и др. Новые и редкие растения Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 64—68.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов, 2000. 102 с.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Определитель растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.

Еленевский А. Г., Соколова Т. Г., Мичурин А. Г. и др. О некоторых редких и критических растениях Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 97—101.

Киреев Е. А. Материалы к флоре Саратовской области // Вопросы ботаники Нижнего Поволжья. Саратов, 1993. Вып. 7. С. 66—71.

Киреев Е. А. Новые и редкие растения Саратовской области // Саратовское Поволжье: история и современность: Матер. науч. конф., посвящ. 200-летию Саратов. губ. (Саратов, 18—19 сентября 1997 года). Саратов, 1999. С. 319—321.

Клаус К. К. Флоры местные приволжских стран. СПб., 1852. 312 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 8-е. Л., 1964. 880 с.

Сенников А. Н. Род *Hieracium* s. str. (*Asteraceae*) во флоре европейской части России: секции *Foliosa*, *Robusta*, *Acipitrina*, *Praeanthoidea*, *Praenanthella*, *Aestiva*, *Rupestria* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 124—133.

Скворцов А. К. К изучению флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 53—58.

Сухоруков А. П., Березуцкий М. А. Материалы к познанию флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 53—58.

Шляков Р. Н. Род Ястребинка — *Hieracium* // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 140—300.

SUMMARY

Records of 9 new and 14 rare species for the Saratov Region flora are reported.

УДК 581.9 (517.3) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 2

© Р. В. Камелин, Ш. Дариймаа

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ МОНГОЛИИ

R. V. KAMELIN, Sch. DARIJMAA. NEW AND RARE SPECIES OF THE FLORA OF MONGOLIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Гербарий
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Государственный педагогический университет Монголии
Улан-Батор
Поступила 09.10.2003

Приводятся данные по некоторым видам, впервые найденным на территории Монголии, а также по новым местонахождениям редких видов, ранее известных из 1—2 местонахождений в Монголии, или впервые отмечаемых для тех или иных районов преимущественно Северной Монголии.
Ключевые слова: флористические находки, Монголия.

В конце сезона 1990 г. авторы вместе с Э. Ганболдом впервые работали в одном из редко посещаемых районов Северной Монголии — в бассейне р. Худэрийн-гол (Худэр, Кудара) на территории сомона Худэр Селенгинского аймака. Был собран большой гербарий (более 650 листов), который был разделен между Гербариями БИН РАН (Ленинград) и Института ботаники АН МНР (Улан-Батор), а отдельные

образцы переданы в Москву (в Гербарий МГУ). Обработан этот гербарий не полностью, но уже тогда было ясно, что в этом районе немало редких для Монголии видов. Спустя 12 лет, в августе 2002 г., авторы вновь поработали в этом районе совместно с Г. Эрдэнэжавом и его сотрудниками и собрали более 500 листов гербария, который почти весь, за исключением около 40 листов, поступил в Гербарий Института ботаники АН Монголии. Критический пересмотр этих гербарных сборов также выявил редкие и новые для Монголии виды, кое-что удалось определить и из других критически не пересматривавшихся сборов из Улан-Батора. Некоторые результаты этих работ и составляют предмет настоящего сообщения.

Новые виды для флоры Монголии

1. *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro. Монголия, долина р. Худэрийн-гол выше заброшенного прииска Худэри, луга по ручью (Камелин, Дариймаа, № 85, 18 V 2002); там же, верховья правых истоков р. Худэрийн-гол, по дороге на перевал на Харцагт-гол, лесное болотце со *Spiraea salicifolia* s. l. (они же, № 221, 20 VIII 2002).

Ранее для Монголии не указывался, весьма редок и в соседних районах Южной Бурятии и Читинской обл.

2. *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. Монголия, долина р. Худэрийн-гол близ слияния истоков, бадановый лиственничник с елью, реже — с сибирской кедровой сосной и пихтой (они же, № 275, 21 VIII 2002).

Для Монголии не приводился, не собирался и на юге Бурятии и Читинской обл.

3. *Scutellaria dependens* Maxim. Монголия, долина р. Худэрийн-гол ниже сомона Худэр (Булактай), уремные леса в пойме реки (они же, № 356, 23 VIII 2002).

Этот преимущественно амурско-маньчжурский вид приводится для Бурятии, но значительно севернее нашего сбора. Для Монголии указан впервые.

4. *Mentha haplocalyx* Briq. Монголия, в 5 км выше сомона Худэр (Камелин, Ганболд, Дариймаа, № 1076, 27 VIII 1990). Эта раса сложного цикла *M. arvensis* s. l. приводилась для Южной Бурятии, в том числе из ее соседних районов, но для Монголии не указывалась, хотя определена нами уже давно. В обработке для «Флоры Сибири» В. М. Доронькин отождествил этот вид с *M. canadensis* L., что весьма сомнительно, поскольку в Атлантической Северной Америке расы цикла *M. arvensis* иные, американские ботаники их обычно не отличают от *M. arvensis*. У части этих растений чашечки заостренные или с остроконечием, но опушение растений иное (var. *glabrata* (Benth.) Fernald).

5. *Scrophularia umbrosa* Dum. Монголия. Котловина озер, Увс аймак, Зуунговь сомон, в 40 км ЮВ сомона, пески Урд-Боорог-элс (южная часть песков Бориг-дэл), родник Хустын-эх (Ш. Дариймаа, 19 VII 2002, UBA). Довольно неожиданная находка, ведь ближайшие сборы были известны лишь из Центрального Алтая и Хакасии. Для Монголии не приводился.

6. *Galium davuricum* Turcz. ex Ledeb. Монголия, долина р. Худэрийн-гол ниже сомона Худэр (Булактай), уремные леса (Камелин, Дариймаа, № 357, 23 VIII 2002). Новинка флоры Монголии, хотя на востоке Монголии мы неоднократно собирали растения, приближающиеся к *G. davuricum*, с разными комбинациями диагностически важных признаков. Наши сборы в Худэре, наконец, представляют во всем своеобразии этот восточно-азиатский вид, который редок в Южной Бурятии.

7. *Inula japonica* Thunb. Монголия, долина р. Худэрийн-гол ниже сомона Худэр (Булактай), уремные леса по долине (они же, № 418, 24 VIII 2002). Эта восточная раса сложного цикла *Inula britannica* s. l., отличающаяся высокими стеблями, практически полным отсутствием прикорневых листьев и крупными стеблевыми листьями, слабо развитым опушением, крупными корзинками, обычно около 4—4.5 см в диам., как правило, одиночными, реже — с дополнительной корзинкой, а также деталями опушения цветков и семянок, не приводилась ни для Монголии, ни для юга Сибири, где она тоже попадается, начиная с Забайкалья.

8. *Saussurea purpurata* Fisch. ex Herd. Монголия, правобережье р. Худэрийн-гол в районе заброшенного прииска Худэри, березовый лес с ландышем (Камелин, Дариймаа, № 141, 19 VIII 2002).

Этот вид из сложного цикла *S. parviflora* (Poir.) DC. в последнее время считался монографом рода С. Ю. Липшицем за подвид *S. parviflora*, и в таком качестве он приводится и во «Флоре Сибири». Для Монголии он не приводился, хотя различать его еще при работах в хр. Эрен-Даба мы пытались. Все дело в том, что С. Ю. Липшиц совершенно справедливо считал, что по многим признакам эти виды изменчивы и изменчивость их (по гербарным образцам) неопределенна. Между тем, признаки *S. purpurata* в узком смысле слова (а этот вид был описан из Даурии) очень существенно отличают его от *S. parviflora*. У *S. purpurata* некрылатый стебель, значительно более выраженное щитковидное соцветие, шире корзинки, а цветки в живом виде светло- и темно-розовые (а не лиловые или лилово-красноватые). Что же касается пурпурного окрашивания стеблей и почти цельнокрайних листьев, то они таковы у типичных *S. purpurata*, но эти признаки иногда свойственны и разным формам *S. parviflora*. В Бурятии и Даурии преобладает именно *S. purpurata*, а на более западных территориях этого вида, по-видимому, нет.

Редкие виды для флоры Северной Монголии

1. *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. Правобережье р. Худэрийн-гол, ручей Дзуб (Камелин, Ганболд, Дариймаа, № 1083, 26 VIII 1990), верховья одного из правых истоков р. Худэрийн-гол (Камелин, Дариймаа, № 279, 21 VIII 2002). Этот таежный злак приводился в Монголии для Прихубсугулья и Хангая, но не указывался для Хэнтея и Монгольской Даурии.

2. *Convallaria keiskei* Miq. Мы впервые нашли этот восточно-азиатский вид в Худэре в 1990 г. и посвятили этой находке специальную заметку (Камелин, Ганболд, Дариймаа, 1993). При работах в 2002 г. мы обнаружили ландыш в 6 км восточнее первой находки, причем в еще бóльших количествах. Он рос здесь повсеместно на склонах преимущественно северной экспозиции и главным образом в березняках (после вырубки боров с кедровой сосной и пихтой).

3. *Calystegia subvolubilis* (Ledeb.) G. Don. Правобережье р. Худэрийн-гол, в районе заброшенного прииска Худэри, березовый лес с ландышем (Камелин, Дариймаа, № 148, 19 VIII 2002). Указывался ранее лишь для Хангая.

4. *Saussurea neoserrata* Nakai. Там же, где и предыдущий вид (они же, № 191, 19 VIII 2002). Вид был известен в Монголии лишь из Прихинганского р-на, но довольно близко собирался в Бурятии. Формально это новый вид для Северной Монголии.

5. *Crepis praemorsa* Tausch. Монголия, Селенгинский аймак, сомон Еро, долина Бугантайн-гола (Цэдэндаш, № 99, 02 VII 1986, UBA). Был известен в Монголии по единственному сбору в Селенгинском аймаке: Ибицык. Редок в Бурятии и Читинской обл.

Этими новыми данными отнюдь не исчерпаны редкости и новинки, собранные нами в Худэр-сомоне. Ряд растений требуют критического изучения в полном объеме сложных групп разных родов, а значительная часть материалов еще и не обработана (особенно в г. Улан-Батор). Однако уже по публикуемым нами материалам ясно, что флора Худэра и других районов северо-западной части Хэнтея в пределах Монголии очень своеобразна. Здесь проходит стык границ собственно таежного Хэнтея и островных по положению участков Монголо-Дауро-Маньчжурской провинции, в которых, как и в соседних районах России, наблюдается некоторая концентрация собственно восточно-азиатских элементов разной природы (особенно пойменно-лесных и луговых). Тайга Хэнтея все еще слабо изучена, а в монголо-даурских участках Худэр-сомона мы лишь едва затронули более низкие по положению части и долины Худэрийн-гола и низкогорий с участками степных ландшафтов и зарослями степных кустарников. Очевидно, что исследования в этом районе должны продолжаться, и они, конечно же, дадут еще новинки для флоры Монголии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Камелин Р. В., Ганболд Э., Дариймаа Ш. Новая находка *Convallaria keiskei* Miq. в Монголии // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29. Вып. 1. С. 73—76.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987—1997. Т. 1—13.

SUMMARY

Data are given on some species recorded in Mongolia for the first time, as well as on new localities of rare species, which were before known from one—two localities in Mongolia, or recorded for the first time in some regions or other, mainly in the Northern Mongolia.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Н. П. Савиных,[1] Н. И. Шорина,[2] Л. А. Жукова[3]

ТАТЬЯНА ИВАНОВНА СЕРЕБРЯКОВА (ПАМЯТИ УЧИТЕЛЯ)

N. P. SAVINYKH, N. I. SHORINA, L. A. ZHYKOVA. TATJANA IVANOVNA SEREBRJAKOVA (IN MEMORY OF THE TEACHER)

[1] Вятский государственный гуманитарный университет, Киров
[2] Московский педагогический государственный университет, Москва
[3] Марийский государственный университет, Йошкар-Ола
E-mail: botani@vshu.kirov.ru
E-mail: natta@ezmail.ru
Поступила 15.09.2003

22 июля 2002 г. исполнилось бы 80 лет Татьяне Ивановне Серебряковой. Приобщение Т. И. к ботанике началось в 1933 г. на занятиях кружка юных натуралистов в Ботаническом саду Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) под руководством известного популяризатора науки А. В. Кожевникова. Дальнейшие вехи ее биографии традиционны: учеба на биофаке МГУ, работа над кандидатской диссертацией, защита ее, докторская диссертация, жизнь, посвященная науке.

В 1942 г. она стала женой, другом и соратником И. Г. Серебрякова, впоследствии известного русского морфолога. Их дом был местом творческих споров по поводу развития в морфологии того направления, которое в 1970-х годах стали называть «школой И. Г. Серебрякова», а сейчас — «школой Серебряковых». Она смогла появиться во многом благодаря творческому союзу этих необычайно ярких и талантливых ученых.

В Ботаническом саду МГУ, еще во время учебы в университете, в 1941 г. начался ее трудовой путь и в 1948 г. было выполнено первое научное исследование, посвященное памяти А. В. Кожевникова.

С 1952 г. жизнь Т. И. связана с кафедрой ботаники МГПИ им. В. И. Ленина (ныне Московский государственный педагогический университет). Здесь она формируется как ученый и педагог, пройдя все этапы от ассистента до профессора. С 1974 г. и до последних дней своей жизни Т. И. руководила кафедрой ботаники. В 1953 г. Т. И. защитила кандидатскую диссертацию по исследованию ритмов сезонного развития растений. В ней были выявлены биологические и морфологические показатели основных эдификаторов лугов — злаков на выпас и скашивание, которые можно использовать и в современных исследованиях.

Неослабевающий интерес к семейству злаков, очень трудному для изучения, но чрезвычайно важному для умеренного пояса в ботанико-географическом, ценотическом и хозяйственном отношениях, определил научные исследования ученого почти на 20 лет. В результате их в 1967 г. Т. И. была защищена докторская диссертация, а в 1971 г. опубликована монография «Морфогенез побегов и жизнен-

ные формы злаков», в которой освещены вопросы систематики, экологии, динамической морфологии, а также корреляции признаков и изменения жизненных форм у отдельных видов этой группы в онтогенезе, эволюция биоморф. Эта выдающаяся работа была удостоена премии Московского общества испытателей природы.

Т. И. внесла большой вклад в разработку теоретических разделов биологии. В результате глубокого анализа данных по проблемам эволюционной и экологической морфологии растений ею были выявлены закономерности изменения ритма развития сообществ в разных природных зонах и определено новое направление экологической морфологии — биоритмология. Позднее было уточнено понимание многих морфологических терминов (в частности, «жизненная форма», «поведение организма»), блестяще охарактеризована история изучения и биологическая и эволюционная роль метаморфозов у растений. Материал о модусах морфологической эволюции у растений и до сих пор не утратил актуальности.

1970-е годы были посвящены разработке идей моделирования структур и процессов: было введено понятие «архитектурная модель», которое позднее для трав заменили более скромной (по ее собственному определению) характеристикой — «модель побегообразования»; оценены понятия «модель» и «жизненная форма»; описаны модели побегообразования и их варианты. Были рассмотрены эволюционные проблемы и аспекты причины и следствия ограниченности числа архитектурных моделей, «малый жизненный цикл» как основной элемент онтогенеза, поддающийся эволюционной перестройке, степень постоянства «модели» и жизненной формы в эволюции, роль преадаптаций.

Т. И. была прекрасным организатором научных исследований: с 1975 г. руководила ботаническим отделом проблемной лаборатории МГПИ, аспирантами, постоянно редактировала коллективные монографии и сборники. Во многом благодаря ее усилиям произошло объединение двух научных направлений — популяционной экологии и классической морфологии, возникло и стало развиваться быстрыми темпами популяционно-онтогенетическое направление, приоритетное для отечественной науки.

Т. И. была не только крупным ученым, но и Учителем в самом широком и благородном смысле этого слова. У многих студентов любовь к ботанике началась с ее лекций.

Будучи талантливым популяризатором науки, Т. И. сотрудничала с редакциями журналов «Юный натуралист» и «Биология в школе». Школьный учебник по ботанике, в котором растение воспринимается как живой целостный организм с его необыкновенной жизнью, знают во всех уголках нашей страны. Такое восприятие растения было свойственно Т. И., и его чувствовали все, так или иначе соприкасающиеся с нею.

Т. И. волновало то, что не все ботаники в силу удаленности от научных центров владеют современной научной информацией для успешного преподавания ботаники в вузах и выполнения научных исследований. Поэтому вместе с выдающимися учеными 1970-х годов Р. Е. Левиной, М. Ф. Даниловой, М. М. Лодкиной, Н. С. Ворониным и другими она заложила основы по регулярному проведению «Школ по теоретической морфологии растений». Эти школы и в наши дни собирают большое число слушателей и пользуются большой популярностью среди ботаников разного возраста и научного опыта.

Талантливый и широко эрудированный человек, Т. И. была наделена большими поэтическими способностями. В ее стихах чувствуется особое душевное состояние:

Я не могу без счастья жить.
Я знаю строгий облик счастья.
Я научилась дорожить
Его любой мельчайшей частью.
(Алый парус, 1947 г.).

В стихах ощущается эстетическое любование предметами изучения и философское осмысление наблюдаемого подлинным ученым и талантливым человеком:

На темных листиках брусники
И на ковре зеленых мхов
Дрожат оранжевые блики,
Как стайки маленьких зверьков.
То освещают лист копытня,
То по кисличке проскользнут,
То на грушанку любопытно
Посмотрят несколько минут...
Но ведь от нас природа скрыла,
Что означает каждый блик,
Какая творческая сила
Бушует в листьях в этот миг!
А мы порой не замечаем
Оранжевые блики дней,
И без улыбки их встречаем,
Предпочитая мир теней.
(Оранжевые блики, 1953 г.).

Отдельные стихи, как и переводы произведений И. Гете, опубликованы (Жукова и др., 1998).

Азартный полемист, никогда не унизивший достоинство свое и оппонента, — еще одна достойнейшая черта Т. И. Мы многому научились у нее и сейчас, порой по-новому оцениваем счастливые моменты общения с нею.

Умерла Татьяна Ивановна Серебрякова 30 ноября 1986 г. в расцвете творческих сил, сохранив о себе образ яркого ученого, выдающегося морфолога России и добрейшей души человека.

Мысли и идеи Т. И. продолжаются в работах учеников и последователей. На заседании кафедры ботаники МПГУ, посвященному 80-летнему юбилею, были сделаны научные доклады, в которых развивались основные ее научные замыслы, было сказано много теплых слов и зачитаны послания от коллег из разных городов России.

Полный список публикаций Т. И. Серебряковой приведен в ряде статей (Гатцук и др., 1983; Михайловская и др., 1988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гатцук Л. Е., Жукова Л. А., Шорина Н. И. К шестидесятилетию Татьяны Ивановны Серебряковой // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 3. С. 105—114.

Жукова Л. А., Шестакова Э. В., Ермакова И. М. Памяти Татьяны Ивановны Серебряковой // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1988. Ч. 1. С. 18—42.

Михайловская И. С., Еленевский А. Г., Соколова Т. Г. Памяти Татьяны Ивановны Серебряковой (22 VI 1922—30 XI 1986) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 5. С. 757—761.

ХРОНИКА

УДК 06.053

© И. М. Распопов,[1] В. И. Василевич[2]

ШКОЛА ПО ГИДРОБОТАНИКЕ В ИНСТИТУТЕ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД В ПОС. БОРОК ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ (8—12 АПРЕЛЯ 2003 г.)

I. M. RASPOPOV, V. I. VASILEVICH. THE SCHOOL ON HYDROBOTANY IN THE INSTITUTE OF BIOLOGY OF INLAND WATERS, BOROK, YAROSLAVL REGION (8—12 APRIL 2003)

[1] Институт озероведения РАН, С.-Петербург
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург
Поступила 24.06.2003

Школа по гидроботанике была организована в соответствии с решением Пятой Всероссийской конференции «Гидроботаника-2000». Необходимость проведения такой школы была вызвана двумя обстоятельствами: 1) востребованностью изучения зарастания внутренних водоемов в связи с обострением проблемы сохранения и улучшения качества воды, 2) своеобразием методики полевого изучения высших водных растений (а также харовых водорослей) и обработки собранных материалов. Такая методика редко преподается в учебных заведениях. Кроме того, отсутствует достаточное количество доступных методических пособий по гидроботанике.

Вся тяжесть организации занятий Школы легла в основном на сотрудников Лаборатории высшей водной растительности Института биологии внутренних вод (ИБВВ), руководимой **В. Г. Папченковым**. Для проведения занятий были приглашены ведущие специалисты в области систематики, биологии, морфологии, фитоценологии и экологии гигрофильной растительности из пос. Борок, городов Москвы, С.-Петербурга и Кирова. В работе Школы приняли участие 62 представителя из 34 учебных заведений и научно-исследовательских учреждений из 24 населенных пунктов России — от Калининграда до Южно-Сахалинска, а также из Алма-Аты (Казахстан) и Львова (Украина). Отрадно то, что большую часть участников составляла молодежь, среди которой были студенты, аспиранты, старшие лаборанты, ассистенты, младшие научные сотрудники и т. д. Тематика занятий Школы представила интерес также для квалифицированных специалистов, основная сфера деятельности которых не связана с гидроботаникой.

Было проведено 8 занятий. Они прошли при большой активности слушателей, чему способствовало вступительное слово председателя оргкомитета Школы В. Г. Папченкова, призвавшего участников задавать вопросы лекторам по ходу выступлений и активно обсуждать тематику занятий. Первое занятие было озаглавлено «Гидроботаника и ее место в системе наук, методология гидроботаники». Лекцию прочитал **А. И. Кузьмичев** (ИБВВ). В дополнение к ней некоторые соображения высказал **И. М. Распопов** (Институт озероведения РАН). На втором заседании

подробный критический анализ большого числа литературных источников, касающихся терминологии, сделал **А. Г. Лапиров**. Вопросам классификации растений водоемов по экологическим и биологическим группам были посвящены выступления **В. Г. Папченкова** и **А. В. Щербакова** (МГУ).

Активно прошло третье заседание, посвященное особенностям гербаризации водных растений и оформлению коллекций, проведенное **Л. И. Лисицыной** (ИБВВ). Слушателям школы была предоставлена возможность познакомиться с гербарием высших водных растений, в котором хранятся не только растения, собранные сотрудниками ИБВВ, но и присланные сюда другими исследователями. Сотрудники Лаборатории высшей водной растительности хотят пополнять коллекцию за счет добровольных поступлений гербарных материалов от любого ботаника. Уже сейчас гербарий высших водных растений в Борке является крупнейшим специализированным собранием гигро- и гидрофитов в России. Определению сложных групп растений, гибридов и харовых водорослей было посвящено следующее занятие, проведенное **А. А. Бобровым** (ИБВВ), **Л. И. Лисицыной** и **В. Г. Папченковым**.

Интересную лекцию на тему о классификации жизненных форм водных и прибрежно-водных растений прочитала **Н. П. Савиных** (Вятский государственный педагогический университет). Эта лекция вызвала широкое обсуждение.

Шестое заседание было посвящено методике изучения продукции макрофитов. Основные понятия продукционной биологии и методы определения продукции макрофитов водоемов замедленного водообмена изложил **И. М. Распопов**, а для текучих вод — **В. Г. Папченков**.

В заключительный день работы Школы обсуждались вопросы, связанные с описанием водных фитоценозов и классификацией водной растительности. **А. А. Бобров** рассказал о своей методике описания сложной по пространственной структуре растительности водотоков, которая часто представлена небольшими по площади фрагментами фитоценозов. Он использует при классификации водной растительности флористический подход, а **В. Г. Папченков** — традиционный эколого-фитоценотический. При классификации монодоминантных и маловидовых водных растительных сообществ оба подхода дают вполне сопоставимые результаты. Сравнению этих подходов к классификации растительности был посвящен доклад **В. И. Василевича** (БИН РАН). Об оригинальном методе картирования растительности водотоков и водоемов рассказал на заключительном, восьмом, заседании **В. Г. Папченков**.

Следует отметить высокий уровень организации работы Школы, позволивший плодотворно использовать время.

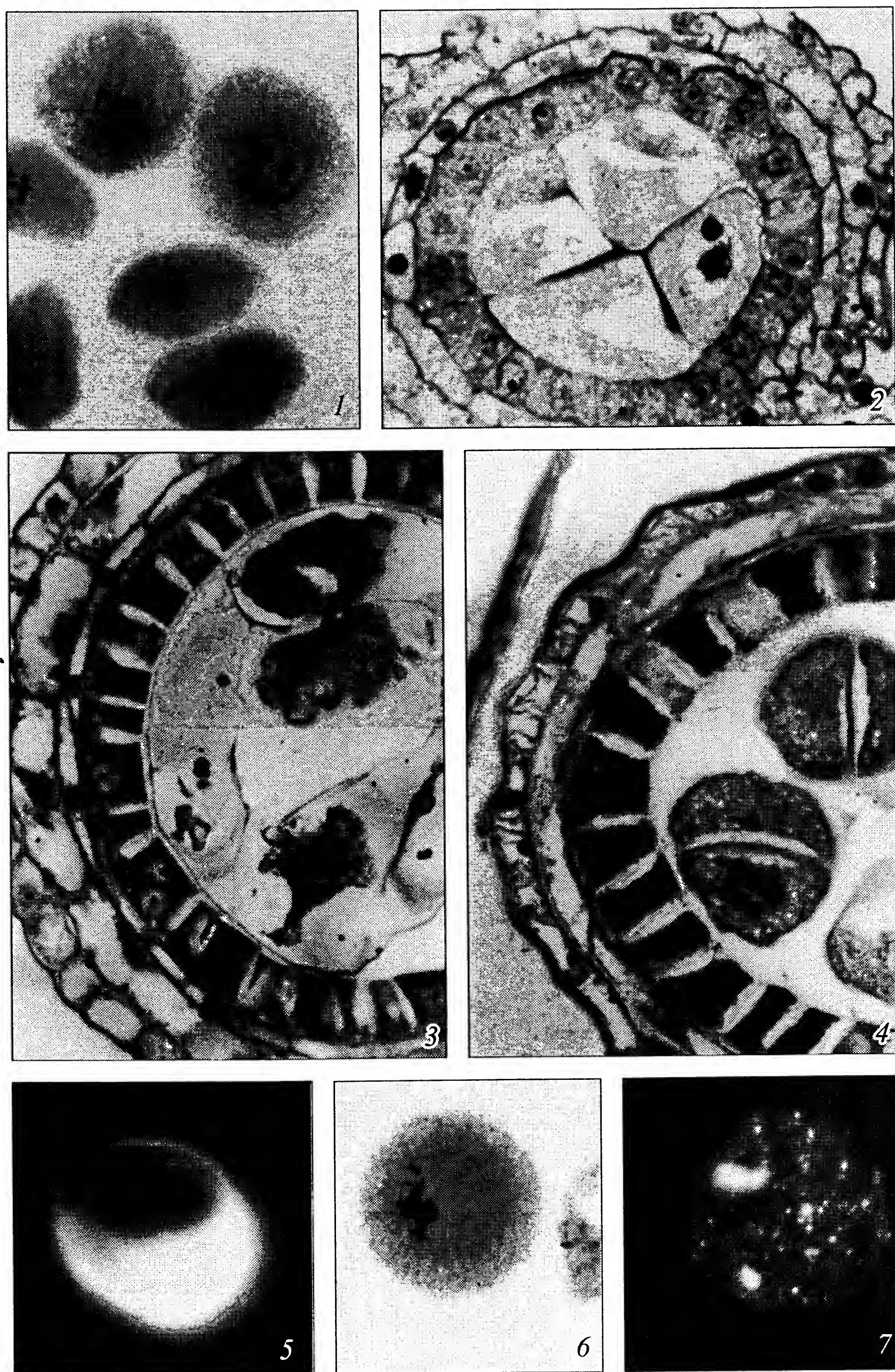
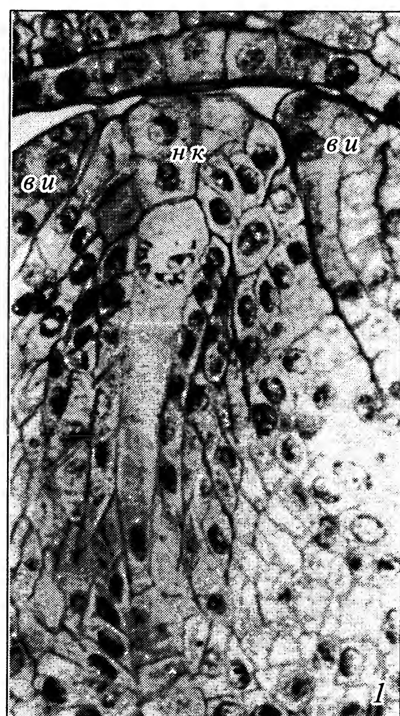
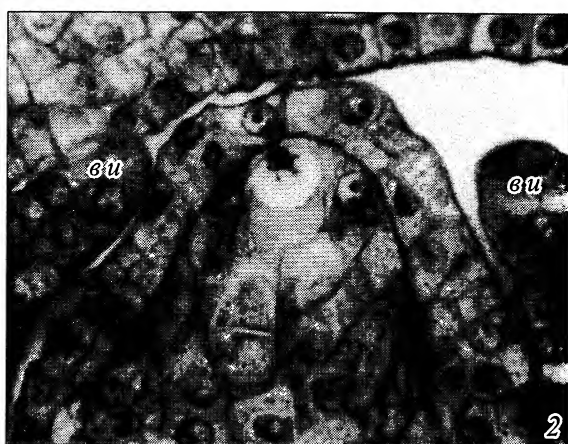
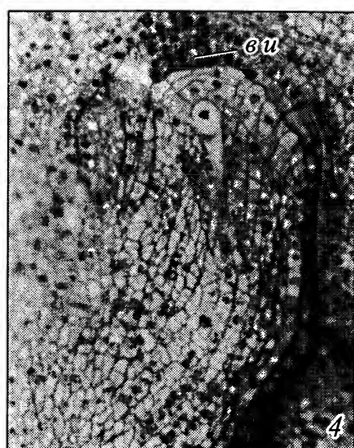


Таблица I. Пыльники и микроспороциты нормального растения *Zea mays* (*4, 5*) и мутантного растения *pam 1* (*1, 2, 3, 6, 7*).

1 — стадии микроспорогенеза в одном пыльнике (профаза I, метафазы I, II): *2—4* — поперечные срезы пыльника (*2, 3* — стадия профазы I; *4* — стадия диад); *5—7* — микроспороциты (*5, 7* — в УФ свете; *6* — ацетокармин; *6, 7* — одна и та же клетка на стадии профазы I).









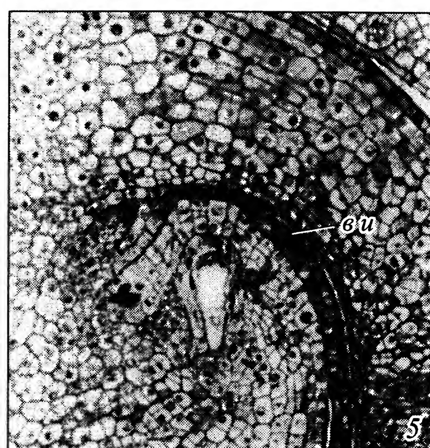
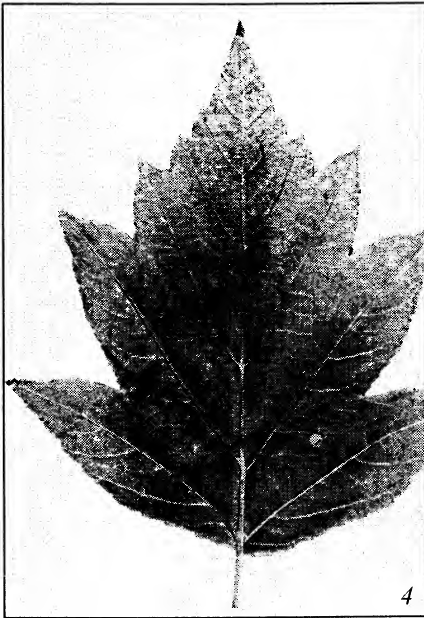


Таблица II. Продольные срезы семязачатков нормального растения *Zea mays* (*1, 5*) и мутантного растения *pam 1* (*2—4*).

1 — мегаспороцит на стадии диакинеза; *2—4* — мегаспороциты на стадии ранней профазы I; *5* — четырехъядерный зародышевый мешок. *ви* — внутренний интегумент, *нк* — нуцеллярный колпачок.







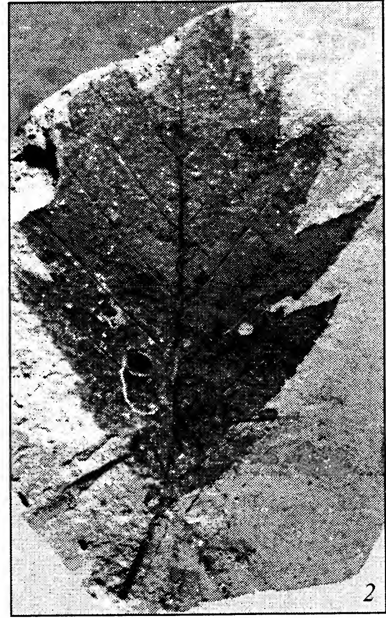


Таблица I.

1—*3* — *Sorbus praetorminalis*, кол. 9149 (*1* — обр. 12, *2* — обр. 14, *3* — обр. 614), *4* — *Sorbus torminalis* (совр., Азербайджан), кол. автора.

К с. 219

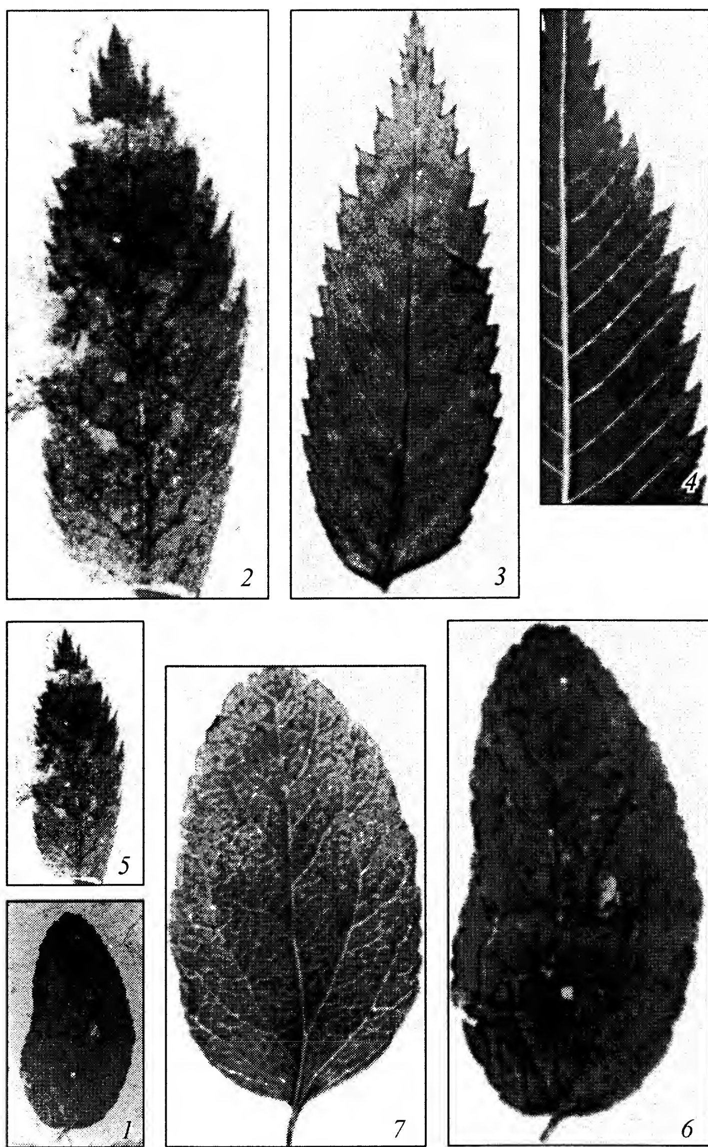


Таблица II.

1, 2 — *Sorbus iljinskajae*, кол. 9149 (*1* — обр. 18, *2* — то же, ×2.5); *3* — *Sorbus commixta* (совр. Кунашир), ×2.5. кол. автора; *4* — *Sorbaria glabrata* (совр. Китай, пров. Шеньси), ×2.5, кол. автора; *5, 6* — *Spiraea celtifolia*, кол. 9149 (*5* — обр. 397 (голотип); *6* — обр. 397, ×3.0); *7* — *Spiraea beauverdiana* (совр. Кунашир), ×2, кол. автора.

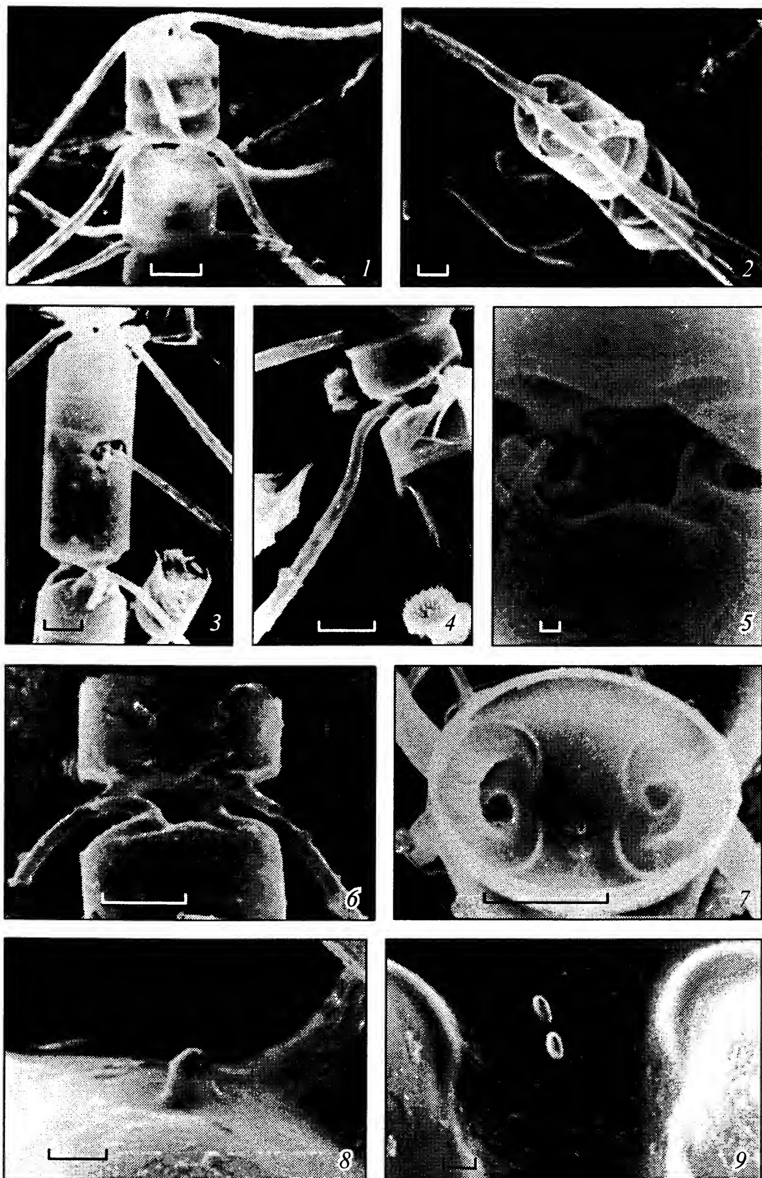


Таблица I. *Chaetoceros concavicornis*.

1—3 — цепочки, загиб створок высокий, направление щетинок, конечные щетинки верхней створки более шипастые, чем промежуточные (*1* — вид с пояска, поясок широкий; *2* — вид сверху и сбоку, конечные щетинки лежат в апикальной плоскости: *3* — вид сбоку, незавершенное деление клеток (остаток вальвокопул материнской клетки и отверстие в них для выхода щетинок), поясок отсутствует); *4—6* — смежные створки, направление и форма промежуточной щетинки, щетинки начинаются сильно отступив от края створки, соединяются внутри от края цепочки (*4, 6* — окно широко трапециевидное, загиб створки высокий; *5* — окно высоко трапециевидное); *7* — створка с внутренней поверхности, пристворочные части щетинок бобовидные, крупные, 50 % поверхности лицевой части створки, поры вокруг и на них, густо расположенные поры в зоне слияния смежных щетинок, пучки продольных рядов пор в проксимальной части щетинок, отверстие центрального выроста узкоэллиптическое, расположено эксцентрично, в направлении трансапикальной оси; *8* — центральный вырост уплощенный, трубковидный: *9* — два выроста на створке, каждый с щелевидным отверстием на конце, ряды пор на границе между пристворочными частями щетинок и поверхностью створки. СЭМ. Масштабные линейки: *1—4, 6, 7* — 10 мкм; *5, 8, 9* — 1 мкм.

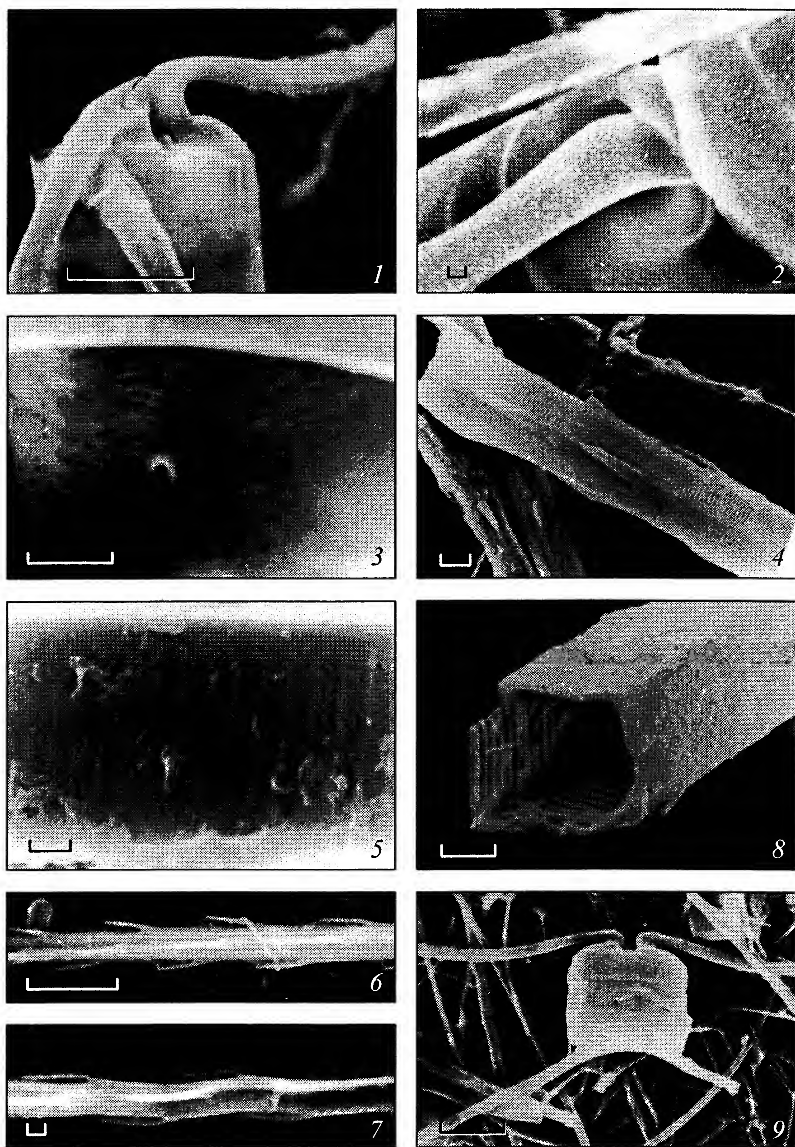


Таблица II. *Chaetoceros concavicornis* (*1—7*), *C. volans* (*8, 9*).

1—7 — *Chaetoceros concavicornis*: *1* — верхняя конечная створка сбоку, поверхность створки выпуклая, граница между загибом и пояском едва видимая, уплощенный вырост расположен эксцентрично, конечные щетинки соединены друг с другом зубцевидным отростком; *2* — часть смежных створок сбоку, поясок широкий, граница между загибом створки и пояском четкая, соединение (слияние) промежуточных щетинок; *3* — часть створки с внутренней поверхности, на поверхности редкие нерегулярно расположенные едва заметные поры, отверстие центрального выроста узкоэллиптическое по форме; *4, 5* — тонкая структура промежуточных щетинок в средней части с наружной поверхности (*4* — на гранях 5—10 продольных рядов пор, по краям крупные, прижатые к поверхности шипики; *5* — поперечные ребра и 2 ряда пор между ними); *6* — конечная щетинка ближе к кончику, прямая, по краям часто расположенные по спирали очень длинные шипики; *7* — промежуточная щетинка в средней части, волнисто изогнутая, очень длинные шипики прижаты к поверхности; *8, 9* — *C. volans*: *8* — щетинка квадратная в поперечном сечении, с внутренней поверхности поперечные ребра и 1 ряд пор между ними; *9* — одиночная клетка, поясок широкий, загиб створки высокий, верхние щетинки не соединены друг с другом, перпендикулярны первальварной оси, нижние щетинки почти перпендикулярны первальварной оси. СЭМ. Масштабные линейки: *1, 6, 9* — 10 мкм; *2—5, 7, 8* — 1 мкм.

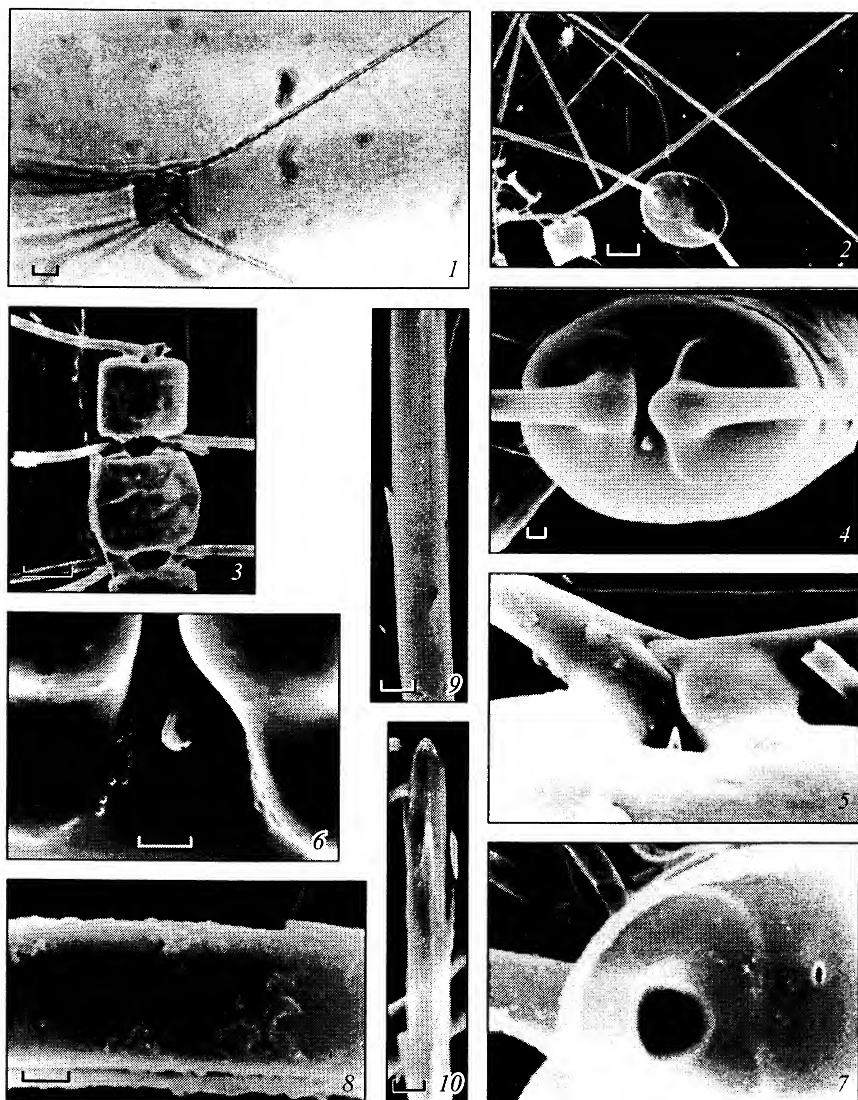


Таблица III. *Chaetoceros volans*.

1 — одиночная клетка, поясок широкий, верхние и нижние щетинки под углом 60—70° к первальварной оси; *2* — верхняя конечная створка с пояска, щетинки соединены друг с другом и направлены под углом 65—70° к первальварной оси; *3* — часть цепочки, окна маленькие, широко трапециевидные, поясок широкий, загиб створки довольно высокий, граница между ними слегка изогнутая, довольно четкая, с небольшой бороздой по краю загиба, промежуточные и конечные щетинки приблизительно равного диаметра, направлены почти или строго перпендикулярно оси цепочки; *4* — верхняя конечная створка в проекции со створки, эллиптическая по форме, щетинки не соединены друг с другом, вырост эксцентрично расположенный, уплощенный в трансапикальном направлении, пристворочные части щетинок крупные; *5* — часть верхней конечной створки, щетинки соединены зубцевидным отростком, вырост уплощенный в трансапикальном направлении; *6* — центральный вырост с истинно двугубой структурой (вид сверху), уплощенный в трансапикальном направлении; *7* — часть створки с внутренней поверхности, на поверхности редкие нерегулярно расположенные едва заметные поры, отверстие выроста узкоэллиптическое по форме, эксцентрично расположенное, пристворочная часть щетинки крупная, в области слияния смежных щетинок густо расположенные мелкие поры; *8* — тонкая структура щетинки около базальной части: на краю небольшой шипик, на грани 10 продольных рядов пор и поперечные ребра, между ними 1 ряд пор; *9* — средняя часть щетинки, по краям расположенные по спирали редкие крупные шипики, на гранях по 6 продольных рядов пор; *10* — кончик конечной щетинки, тупо закругленный, по краям редкие крупные шипики. *1* — СМ; *2—10* — СЭМ. Масштабные линейки: *1—3* — 10 мкм; *4—10* — 1 мкм.

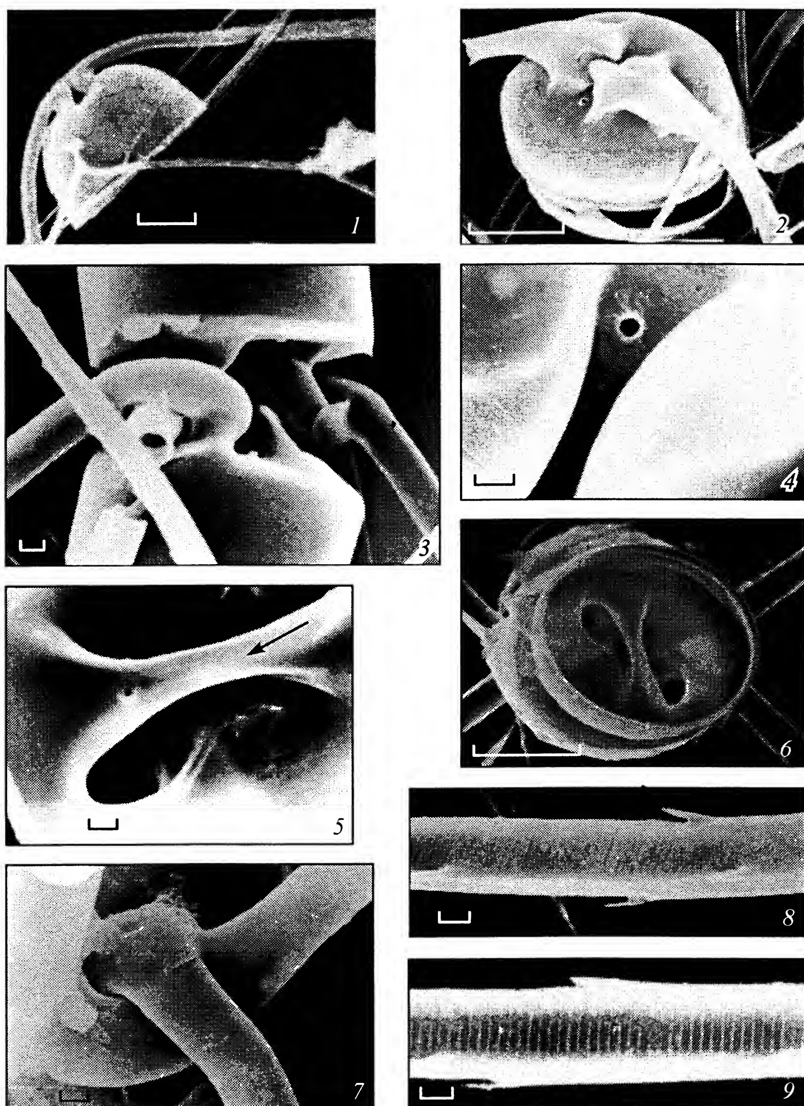


Таблица IV. *Chaetoceros convolutus*.

1, 2 — конечная створка (*1* — вид с пояска, поверхность створки округлая, щетинки под углом 50° к оси цепочки, шипики небольшие, часто расположенные; *2* — вид в проекции со створки с наружной стороны, створка широкоэллиптическая по форме, щетинки разъединены при наличии зубцевидного отростка, в углублении левой щетинки отверстие, эксцентрично расположенный центральный вырост в виде короткой круглой трубочки с крупным отверстием); *3, 7* — соединение двух смежных створок при помощи переплетения щетинок и прехенсоров (*3* — поверхность верхней створки слегка выпуклая, нижней — плоская, на загибе каждой створки нерегулярно расположенные мелкие поры, на лицевой части центральный вырост, по краю нижней створки гиалиновый гребень; соединение щетинок, одиночные продольные ряды пор в проксимальной части щетинки); *4, 5* — часть створки, крупное округлое отверстие центрального выроста с ребрами «жесткости» по окружности (*4* — с наружной поверхности; *5* — с внутренней поверхности, на узкой лицевой части между пристворочными частями щетинок малозаметные ребра (*стрелка*) и редкие поры, пристворочная часть щетинки в виде «запятой»); *6* — промежуточная створка с внутренней поверхности, по форме широко эллиптическая, пристворочные части щетинок в виде «запятой», крупные, 45 % поверхности лицевой части створки, щетинки под равным углом 40—60° к апикальной плоскости; *8, 9* — структура промежуточных щетинок в средней части, по краям редко расположенные по спирали небольшие шипики, под углом 5—20° к поверхности щетинки, на гранях более 9 продольных рядов пор (*9* — поперечные ребра, между ними 2 ряда пор). СЭМ. Масштабные линейки: *1, 2, 6* — 10 мкм; *3—5, 7—9* — 1 мкм.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 2)

Стр.

ВОДОРОСЛИ — ALGAE

Chaetoceros **sect. Convoluti** Gogorev **sect. nov.** 268
Chaetoceros **sect. Peruviani** Hernández-Becerril **emend.** Gogorev 264

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Salix bicolor subsp. basaltica (Coste) Beljaeva **comb. nov.** 293

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

Sorbus iljinskajae (Ablaev et Ig. Vassil.) Pavlyutkin **comb. nov.** 219
Spiraea celtiflora Pavlyutkin **sp. nov.** 219

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 2)

Page

Abramova L. I., Avalkina N. A., Golubeva E. A., Pyzhenkova Z. S., Golubovskaya I. N. The nature of embryological abnormalities in the *pam1* mutant plants of *Zea mays* (*Poaceae*) 177
Chupov V. S. The analysis of evolutionary advance levels of the genera of *Ambrosioideae* subfamily (*Asteraceae*) and their relationship with the phyleme development regularities 186
Kryshen A. M. Structure of small-reed clear-cutting community. 3. Formation patterns 194

COMMUNICATIONS

Zhurbenko M. P., Kharpukhaeva T. M. New and rare lichen species from Buryatia (Baikal Lake Region) 208
Pavlyutkin B. I. *Rosaceae* in the Mid-Miocene Khanka flora of Primorye (Russian Far East) 214
Bezrukova E. V., Vershinin K. E., Letunova P. P., Orlova L. A., Krapivina S. M., Chepinoga V. V., Verkhozina A. V., Dudareva N. V., Abzaeva A. A. Vegetation of the East Sayan high-mountain zone in the Late Holocene from studies of boggy sediments 221
Ikonnikov S. S. Some peculiarities of high-montane floras of Pamir, Alai and Badakhshan 233
Knyazeva S. G. Experience of application of multivariate methods for determination of the taxonomic status of *Juniperus sibirica* (*Cupressaceae*) 236
Antipin V. K., Boichuk M. A. Sphagnum communities with *Molinia caerulea* (*Poaceae*) in Onega-Pechora aapa mires 244
Zvereva G. K. Ecological and biological characters of the Tuva steppe plants at repeated after-growing 252

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Gogorev R. M. The taxonomic review of the genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) of the White Sea. II. Subgenus *Chaetoceros*, sections *Peruviani* and *Convoluti* 263
Mikheev A. D. The synopsis of the Caucasian *Iris* species (*Iridaceae*) 276
Belyaeva I. V., Kirchner B., Kovalev S. Yu., Semkina L. A. Taxonomy, variability and distribution of *Salix bicolor* (*Salicaceae*) 286
Egorova T. V. Notes on the family *Cyperaceae* of North America (in connection of publication of volume 23 of «Flora of North America north of Mexico») 301

FLORISTIC RECORDS

Berezutsky M. A., Panin A. V., Serova L. A., Shilova I. V. Floristic records in the Saratov Region 320
Kamelin R. V., Darijmaa Sch. New and rare species of the flora of Mongolia 323

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Savinykh N. P., Shorina N. I., Zhukova L. A. Tatjana Ivanovna Serebrjakova (in memory of the teacher) 327

CHRONICLES

Raspopov I. M., Vasilevich V. I. The school on hydrobotany in the Institute of Biology of Inland Waters, Borok, Yaroslavl Region (8—12 April 2003) 330
Index of new plant names 332

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 2)

Стр.

Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Пыженкова З. С., Голубовская И. Н. Природа эмбриологических нарушений у мутантных растений *pam1 Zea mays* (*Poaceae*) 177

Чупов В. С. Анализ уровней эволюционного развития родов подсемейства *Ambrosioideae* (*Asteraceae*) и их связь с закономерностями развития филемы 186

Крышень А. М. Структура растительного сообщества вейниковой вырубки. 3. Закономерности формирования 194

СООБЩЕНИЯ

Журбенко М. П., Харпухаева Т. М. Новые и редкие виды лишайников из Бурятии (Прибайкалье) 208

Павлюткин Б. И. *Rosaceae* в среднемиоценовой ханкайской флоре Приморья (Дальний Восток России) 214

Безрукова Е. В., Вершинин К. Е., Летунова П. П., Орлова Л. А., Крапивина С. М., Чепинога В. В., Верхозина А. В., Дударева Н. В., Абзаева А. А. Растительность высокогорий Восточного Саяна в позднем голоцене по данным изучения торфяных отложений 221

Иконников С. С. Некоторые особенности высокогорных флор Памира, Алая и Бадахшана 233

Князева С. Г. Опыт применения многомерных методов для определения таксономического положения *Juniperus sibirica* (*Cupressaceae*) 236

Антипин В. К., Бойчук М. А. Сфагновые сообщества с *Molinia caerulea* (*Poaceae*) на онежско-печорских аапа болотах 244

Зверева Г. К. Эколого-биологические особенности степных растений Тувы при повторном отрастании 252

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Гогорев Р. М. Таксономический обзор рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) Белого моря. 2. Подрод *Chaetoceros*, секции *Peruviani*, *Convoluti* 263

Михеев А. Д. Обзор видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Кавказа 276

Беляева И. В., Кирхнер Б., Ковалев С. Ю., Семкина Л. А. Таксономия, изменчивость и распространение *Salix bicolor* (*Salicaceae*) 286

Егорова Т. В. Заметки о семействе *Cyperaceae* Северной Америки (в связи с выходом в свет 23-го тома издания «Flora of North America north of Mexico») 301

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Березуцкий М. А., Панин А. В., Серова Л. А., Шилова И. В. Флористические находки в Саратовской области 320

Камелин Р. В., Дариймаа Ш. Новые и редкие виды для флоры Монголии 323

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Савиных Н. П., Шорина Н. И., Жукова Л. А. Татьяна Ивановна Серебрякова (памяти учителя) 327

ХРОНИКА

Распопов И. М., Василевич В. И. Школа по гидроботанике в Институте биологии внутренних вод в пос. Борок Ярославской области (8—12 апреля 2003 г.) 330

Указатель новых названий растений 332

К сведению читателей!

Всероссийская научная конференция **«Проблемы сохранения растительного покрова Внутренней Азии»** состоится 7—10 сентября 2004 г. в г. Улан-Удэ.

Работа конференции планируется по следующим секциям: 1. Эколого-биологические аспекты охраны видов растений и их популяций. 2. Современное состояние и проблемы охраны таксономического и фитоценотического разнообразия. 3. Оптимизация использования ресурсов растительного покрова. 4. Современный опыт и технологии рационального использования и охраны ботанических объектов. 5. Вопросы охраны растительного мира в биологическом образовании и при экологическом просвещении. 6. Правовые вопросы охраны объектов растительного мира.

Адрес Оргкомитета:

670047, Бурятия, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6, ИОЭБ СО РАН, т. (3102)43-32-56

E-mail: nbadmaeva@biol.bsc.buryatia.ru, badmayevan@mail.ru

Секретарь: Бадмаева Наталья Карловна

Предпочтительной формой связи с Оргкомитетом является электронная почта.

Уважаемые авторы!

Напоминаем, что статья должна сопровождаться дискетой, оформленной в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентичной машинописной версии.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 2. 177—336.*